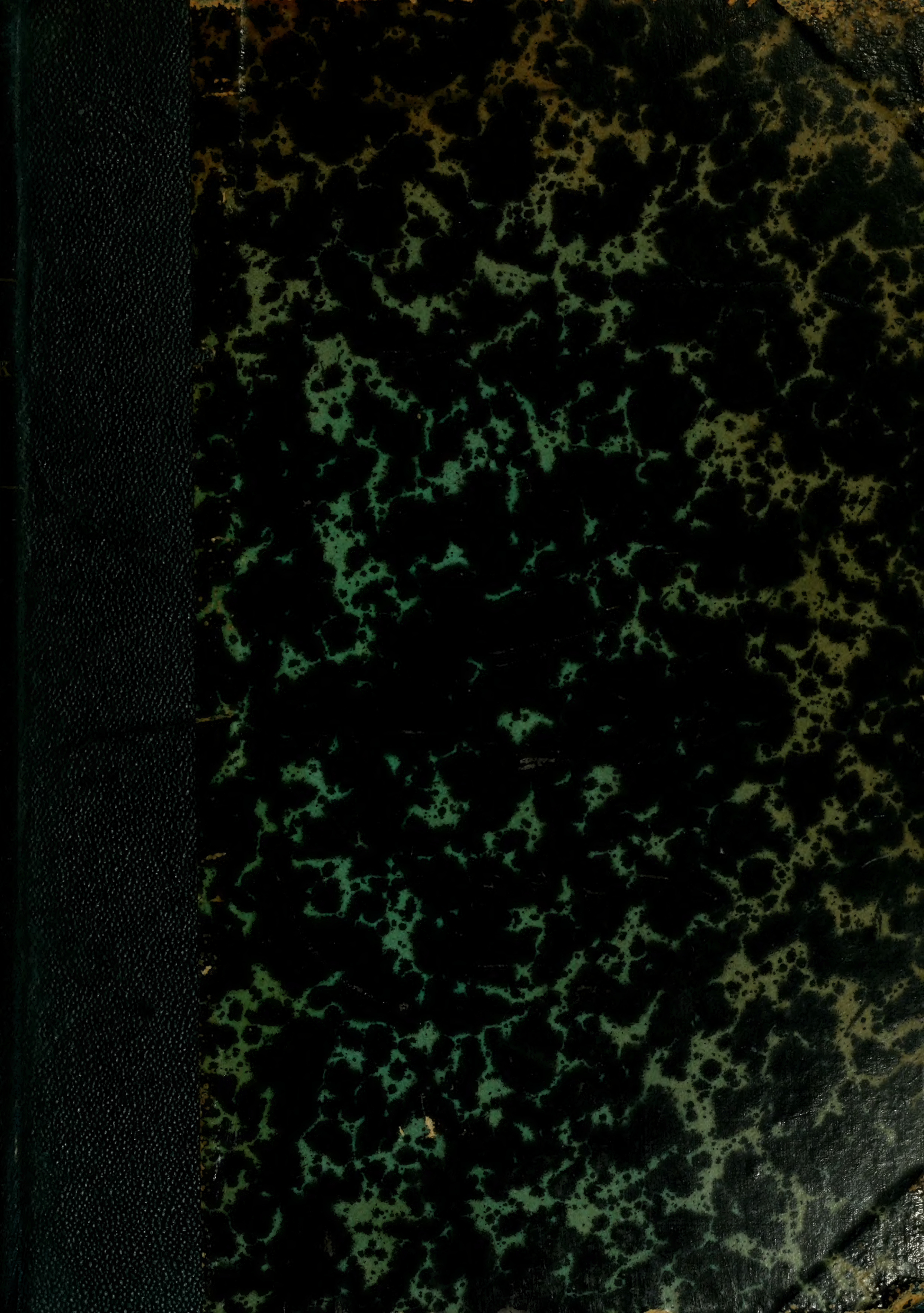
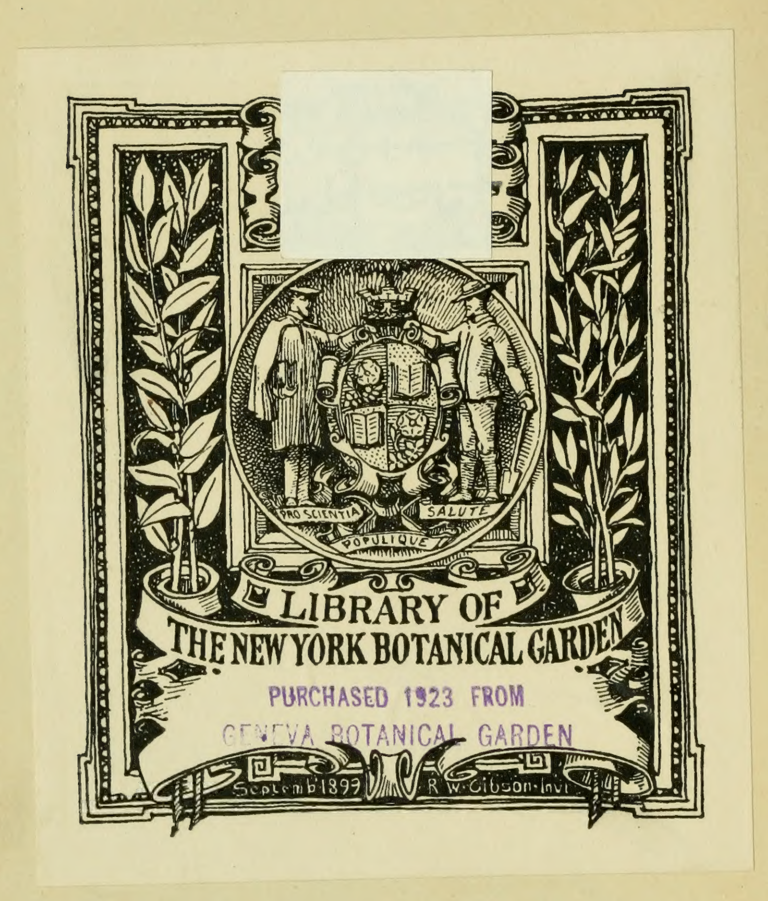
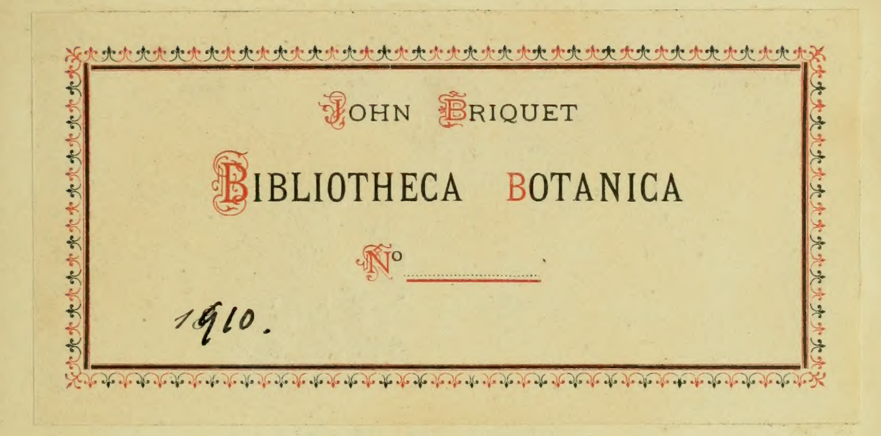
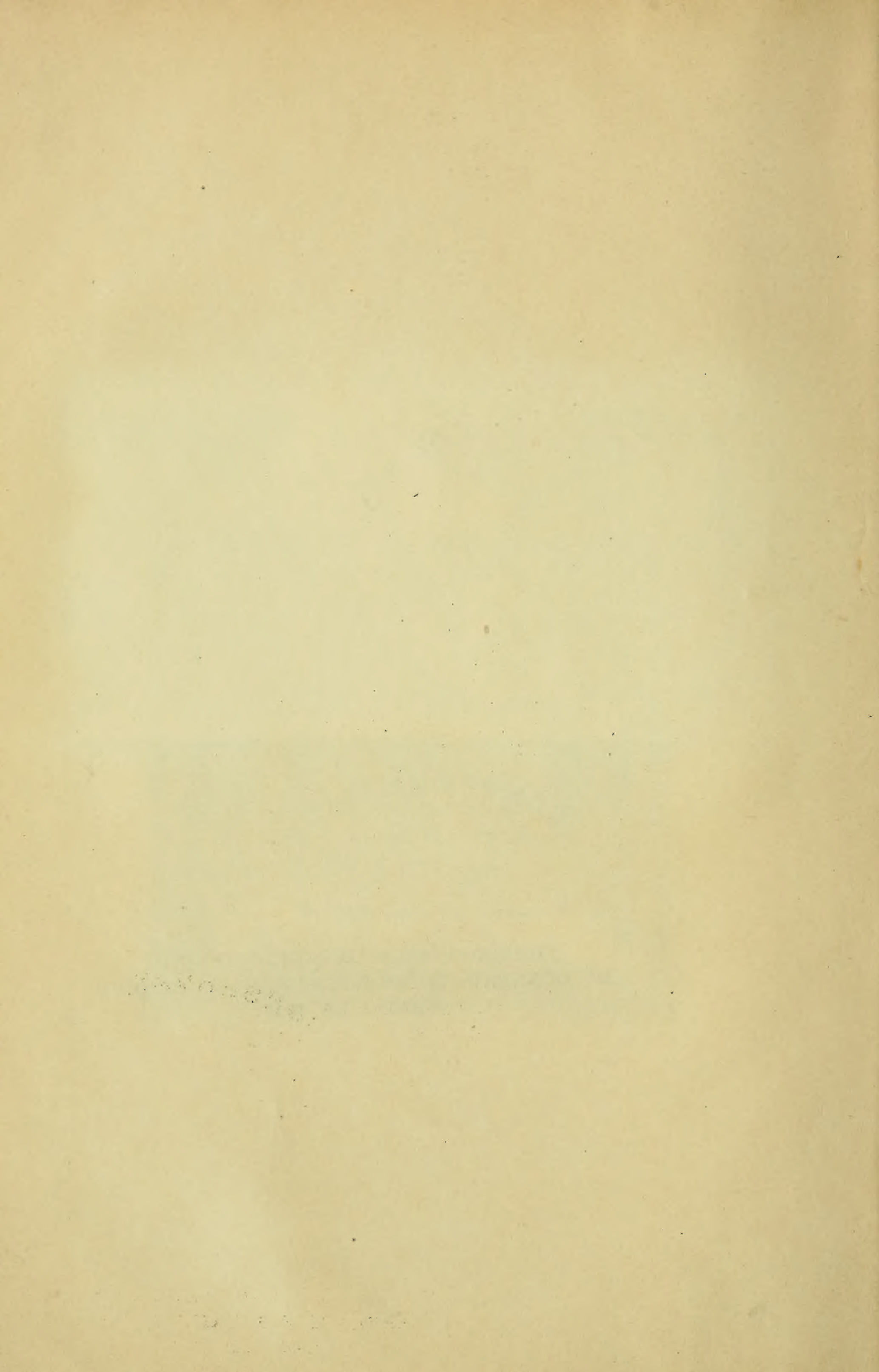



PRO SCIENTIA
SALUTE
POPULIQUE
LIBRARY OF
THE NEW YORK BOTANICAL GARDEN
Septemb 1899
R. W. Gibson Inv.


JOHN BRIQUET
BIBLIOTHECA BOTANICA
N°
1910.



GRUNDZÜGE DER SYSTEMATIK

UND

SPECIELLEN PFLANZENMORPHOLOGIE

NACH DER VIERTEN AUFLAGE

DES LEHRBUCHS DER BOTANIK VON J. SACHS

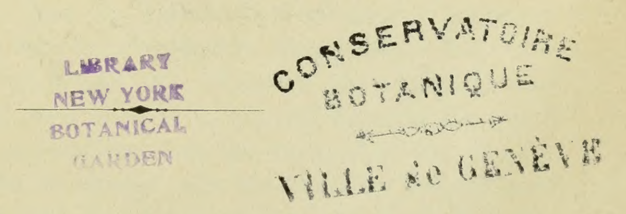
NEU BEARBEITET

VON

DR. K. GOEBEL

PROFESSOR AN DER UNIVERSITÄT ROSTOCK.

MIT 407 ABBILDUNGEN IN HOLZSCHNITT.



LEIPZIG

VERLAG VON WILHELM ENGELMANN

1882.

Vorrede.

Das vorliegende Buch ist, wie schon aus dem Titel hervorgeht, eine Bearbeitung des zweiten Buches in SACHS' Lehrbuch der Botanik, (IV. Auflage pag. 235—634) welche der Unterzeichnete auf Wunsch des Verfassers übernommen hat. Für meine Aufgabe habe ich es dabei gehalten, nur diejenigen Änderungen zu treffen, welche mir durch die seit 1873 neu hinzugekommene Literatur oder auf Grund eigener Untersuchungen geboten schienen. Dass diese Änderungen in manchen Theilen nicht unerheblich sind, wird den nicht Wunder nehmen, der die gerade auf diesem Gebiete der Botanik fast überreiche Arbeit der letzten Jahre verfolgt hat. Ich möchte diesen Änderungen gegenüber noch besonders darauf aufmerksam machen, wie viele Originaluntersuchungen namentlich auf dem Gebiete der Gefäßkryptogamen in diesem Buche von Herrn Professor SACHS zuerst mitgetheilt worden sind. Ihm verdankt die vorliegende Neu-Bearbeitung auch die Mehrzahl der neu hinzugekommenen Figuren, soweit dieselben nicht Copien sind, oder wie die Figg. 17, 18, 95, 101, 112, 153, 208, 223, 239, 240, 241, 259, 297 von dem Unterzeichneten herrühren.

Die Darstellung des Zusammenhangs der einzelnen Gruppen wird derzeit erschwert dadurch, dass die Terminologie in einem Übergangsstadium begriffen ist. Es steht aber zu hoffen, dass dieselbe bald eine wesentlich vereinfachte, auf Grund der erkannten Homologien geläuterte sein wird, und dass man dann nicht ein und dasselbe Ding bald als Placenta, bald als Receptaculum, bald als Columella, den Thallus einer Marchantia oder Pellia als »frons«, oder mit dem Wort Vorkeim bald das Protonema der Laubmoose, bald das Prothallium der Farne bald den Embryoträger der Samenpflanzen bezeichnen wird. Ganz antiquirte Ausdrücke wie »Corpusculum« für das Archegonium der Gymnospermen oder widersinnige wie »Rhizokarpeen« für die heterosporen Filices habe ich ganz vermieden, und bezüglich der Sporangien (incl. Pollensäcke und

Samenknospen) die von mir vorgeschlagene, auf dem Nachweis der Homologie in der Entwicklung dieser Organe beruhende Terminologie durchzuführen versucht[1].

Der Abschluss des Manuskriptes erfolgte im Januar d. J. Mehrere seither erschienene interessante Arbeiten haben deshalb nicht mehr benützt werden können.

Rostock, August 1882.

K. Goebel.

1) Ich bezeichne demgemäß überall (auch bei den Sporogonien der Muscineen) diejenige Zelle, Zellreihe oder Zellschicht, aus welcher das sporenerzeugende Gewebe hervorgeht, als Archespor, und fasse im Gegensatz zu andern auch die »Mutterzelle des Embryosacks« der Samenpflanzen als solches auf. Den Ausdruck »Tapetenzellen« gebrauche ich, wie aus der Darstellung hervorgeht, im engeren Sinne als einige andere Autoren.

Inhaltsübersicht.

Einleitung.

Das Pflanzenreich lässt sich eintheilen in fünf, unter sich mehr oder weniger eng verwandte Gruppen: die Thallophyten, Muscineen (Bryophyten), Gefäßkryptogamen (Pteridophyten), Gymnospermen und Angiospermen. Die charakteristischen Merkmale dieser Gruppen sind, wie sich bei der Besprechung derselben zeigen wird, keineswegs immer durch ihre Benennung glücklich ausgedrückt, namentlich gilt dies für die »Thallophyten« und die »Gefäßkryptogamen«; der Vegetationskörper der ersteren ist nicht immer ein Thallus, und bei der zweitgenannten Gruppe finden sich ächte Gefäße, soweit bis jetzt bekannt, überhaupt nur bei zwei Formen. Diese fünf Gruppen sind nun zu verschiedenen Zeiten in verschiedener Weise in größere Abtheilungen zusammengefasst worden. Den Thallophyten, d. h. denjenigen Gewächsen, deren Vegetationskörper als Thallus bezeichnet wird, weil er eine Gliederung in Stamm, Blatt und Wurzel (im Sinne der höheren Pflanzen) gewöhnlich nicht zeigt, wurden die gesammten andern Pflanzen als sprossbildende, Cormophyten, gegenüber gestellt, eine Unterscheidung, die als auf rein äußerlichen und keineswegs constanten Merkmalen beruhend systematisch unbrauchbar ist. Auch die Eintheilung in Kryptogamen und Phanerogamen, wobei die ersteren die Thallophyten, Muscineen und Gefäßkryptogamen umfassen, die letzteren die Gymnospermen und Angiospermen, ist veraltet, seit man die Beziehungen der Gymnospermen und Angiospermen zu den Gefäßkryptogamen und Muscineen kennt. Dennoch sollen die Gymnospermen und Angiospermen in der folgenden Darstellung als eine Abtheilung, die der Samenpflanzen (Spermaphyten), behandelt werden, deren charakteristisches Moment in der Samenbildung liegt. Es würde aber unseren heutigen Anschauungen ebenso gut und vielleicht noch besser entsprechen, die Gymnospermen einfach den Gefäßkryptogamen anzureihen, mit denen sie, die Samenbildung und die Art und Weise der Befruchtung (durch Pollenschläuche nicht durch Spermatozoiden) ausgenommen, alle charakteristischen Merkmale gemeinsam haben; vor Allem die Art und Weise der geschlechtlichen Fortpflanzung ist der Hauptsache nach bei beiden dieselbe. Eine gemeinschaftliche Besprechung derselben mit den Angiospermen liegt aber im Interesse der

Vereinfachung der Darstellung. — Die Bildung der weiblichen Geschlechtsorgane ist bei Muscineen, Gefäßkryptogamen und Gymnospermen dieselbe: diese weiblichen Geschlechtsorgane werden hier als Archegonien bezeichnet, und nach denselben werden die genannten drei Abtheilungen auch unter dem Namen der Archegoniaten zusammengefasst. Eine unsern heutigen Kenntnissen durchaus entsprechende Eintheilung des Pflanzenreiches würde demnach auch die in Thallophyten, Archegoniaten und Angiospermen sein. Die Erörterung des Zusammenhanges der einzelnen Gruppen hat indess bei der Einzeldarstellung derselben zu erfolgen; die äußere Zusammenfassung derselben ist ja ohnehin nur eine Frage der Zweckmäßigkeit, da wir es nicht mit einer gerade aufsteigenden, von einfachen, niederen zu höheren, complicirter organisirten Formen fortschreitenden Reihe zu thun haben, sondern uns — nach einem viel gebrauchten Bilde — das Pflanzenreich vorstellen können als einen reich verzweigten Baum, dessen Äste zwar von gemeinsamem Stamme ausgehen, unter sich aber vielfach in keinem direkten Zusammenhange stehen. Wir gliedern also das Pflanzenreich in folgende vier Gruppen:

Erste Grüppe: Thallophyten.
Zweite Gruppe: Bryophyten (Muscineen).
Dritte Gruppe: Gefäßkryptogamen (Pteridophyten).
Vierte Gruppe: Samenpflanzen (Spermaphyten).

Erste Gruppe.

Die Thallophyten.

Unter diesem Namen werden die Algen, Pilze und Flechten zusammengefasst, deren Vegetationskörper gewöhnlich einen Thallus darstellt, d. h. eine Differenzirung in Stamm, Blatt und Wurzel nicht oder nur andeutungsweise erkennen lässt; doch finden sich von den einfachsten, äußerlich nicht gegliederten Formen ausgehend in verschiedenen Abtheilungen der Thallophyten Übergänge zu jener höheren Differenzirung, und bei den höchst entwickelten Repräsentanten der einzelnen Abtheilungen geht die äußere Gliederung soweit, dass wir die Begriffe Blatt und Stamm bei ihnen ebenso gut anwenden können wie bei den höheren Pflanzen; eine »ächte« Wurzel in dem Sinne, wie bei den Gefäßpflanzen, fehlt hier jedoch immer, wenn auch gewönlich Organe vorhanden sind, welche wir im physiologischen Sinn, d. h. ihrer Funktion nach als Wurzeln bezeichnen dürfen; sie unterscheiden sich jedoch immer durch den Mangel einer Wurzelhaube und durch die nicht endogene Verzweigung von den Wurzeln der Gefäßpflanzen.

Wie die äußere beginnt auch die innere Gliederung der Thallophyten mit den denkbar niedersten Stufen, um sich durch zahllose Übergänge zu immer vollkommeneren Zellen- und Gewebeformen emporzuschwingen; aber auch bei den höchst entwickelten begegnen wir noch nicht jener Differenzirung in scharf geschiedene Gewebesysteme, die wir bei den höheren Pflanzen als Haut, Grundgewebe [1]) und Gefäßbündel bezeichnen können; auch wo der Thallus aus sehr umfangreichen Gewebemassen besteht, fällt diese Homogenität des Gewebes auf (man beachte z. B. die innere Beschaffenheit großer Pilze). Eine bemerkenswerthe Eigenthümlichkeit der Stämme einiger großen Algen (Laminarien) ist es, dass dieselben ein nachträgliches Dickenwachsthum besitzen, ähnlich wie die Gymnospermen und Angiospermen, dasselbe wird durch eine peripherische Meristemzone vermittelt.

---

1) Als Grundgewebe bezeichnete SACHS (Lehrbuch IV. Aufl. p. 121) diejenigen Gewebemassen höherer Pflanzen, welche nach der Anlegung und Ausbildung der Hautgewebe und der Gefäßbündel noch übrig bleiben.

Trotz dieser einfachen Gliederung bieten uns die Thallophyten die mannigfaltigsten Beispiele dafür, wie von den einfachsten organischen Formen ausgehend der Gestaltungsprozess auf den verschiedensten Wegen zu mehr und mehr gegliederten, innerlich und äußerlich vollkommeneren Formen übergeht. Auf seiner einfachsten Bildungsstufe besteht der ganze Vegetationskörper aus einer einzigen kleinen Zelle, deren Haut glatt, dünn und einfach gerundet einen Inhalt umschließt, in welchem Protoplasma, Chlorophyll, Zellsaft u. a. nur undeutlich geschieden sind. Von hier ausgehend kann die fortschreitende Vervollkommnung zunächst in einer einzigen Zelle sich vollziehen; indem diese sich vergrößert, oft Dimensionen erreicht, die sonst im Pflanzenreich unerhört sind, kann entweder die Differenzirung des Inhalts oder aber die der äußeren Form, der Verzweigung nämlich, vorwiegen. Oder das Wachsthum der Zellen wird von Zelltheilungen begleitet, der Thallus wird vielzellig, und es bildet sich so aus der einfachen Zelle je nach der Natur der Pflanze eine Zellenreihe oder ein gegliederter Faden, eine Zellenfläche oder einfache Gewebeschicht, oder endlich ein nach allen Seiten wachsender Gewebekörper, Vorgänge, deren jeder einzelne wieder in zahlreichen Variationen auftritt.

So finden sich z. B. Zellreihen, bei welchen die Verbindung der einzelnen Zellen eine wenig innige ist, es sind dieselben mit andern Worten Aneinanderreihungen von einzelligen Thallophyten, die auch leicht in ihre einzelnen Componenten zerfallen können, wobei dann die einzelnen Zellen für sich weiter leben. Andere Zellreihen dagegen zeigen eine Gliederung in Spitze und Basis; die Zellen, welche die letzteren einnehmen, sind dann meist als Haftorgane, als Rhizoïden (Wurzeln), ausgebildet. — Mehr oder weniger umfangreiche Gewebekörper können auch durch Verschmelzung einzelner, ursprünglich freier Zellreihen zu Stande kommen, während in anderen Fällen, wie bei vielen Pilzen, durch bloße Verflechtung von Zellreihen massige Körper entstehen. Der Vegetationskörper der Schleimpilze (Myxomyceten) dagegen besteht aus einer hautlosen, nackten, mit selbständiger Beweglichkeit begabten Protoplasmamasse.

Allein auch bei anderen einfachen Thallophyten herrscht die Neigung, einen mehr oder minder großen Theil ihrer Vegetationszeit in dem Zustand frei beweglicher, hautloser Primordialzellen (als »Schwärmsporen«) zuzubringen, die den einfachsten Infusorienformen mehr oder minder ähnlich sind und selbst bis in die neueste Zeit mit ihnen verwechselt wurden. Ja es kommt vor, dass Zellen, die bereits mit einer Zellstoffhaut umkleidet sind, und sogar Complexe zahlreicher solcher Zellen im Wasser schwimmend sich frei und längere Zeit bewegen. Doch werden diese beweglichen Zustände überall von längeren Ruheperioden unterbrochen, während welcher gewöhnlich Wachsthum und Massenzunahme stattfindet. Bei einigen höher entwickelten Thallophyten ist die freie Beweglichkeit nur auf die schwärmenden männlichen Befruchtungselemente, die Spermato-

zoïden beschränkt, und in vielen Fällen fehlt auch diese Bewegungsform (z. B. Florideen).

Wie der Aufbau des Vegetationskörpers zeigt auch die Fortpflanzung bei den Thallophyten eine sehr weitgehende Verschiedenartigkeit, die mit den allereinfachsten Formen beginnt, um sich endlich zu Fortpflanzungsarten zu erheben, die so vollkommen und so verwickelt sind, wie wir sie selbst bei höheren Pflanzen kaum wiederfinden. Im einfachsten Fall besitzt der ein- oder mehrzellige Thallus einerseits ein Vermehrungsmittel dadurch, dass er wächst und dann in einzelne Stücke zerfällt, die selbständig weiter leben und heranwachsen (z. B. Schizomyceten und Cyanophyceen), andererseits dadurch, dass einzelne Zellen desselben, während andere zu Grunde gehen, zu Dauerzellen werden, die einen Ruhezustand durchmachen können und während desselben mit größerer Resistenz namentlich gegen Austrocknung begabt sind. Bei den allermeisten Thallophyten kommt jedoch geschlechtliche und ungeschlechtliche Fortpflanzung vor, und bei den höheren Formen finden sich schon Erscheinungen, die mit dem Generationswechsel der Gefäßkryptogamen vergleichbar sind. Fast immer ist das von der Mutterpflanze sich abtrennende Fortpflanzungsorgan eine einzelne Zelle, deren Ursprung, Bedeutung und Entwicklungsfähigkeit jedoch äußerst verschieden ist.

I) Geschlechtliche Fortpflanzung. Die geschlechtliche Fortpflanzung wird, wenn wir von den klargelegten Fällen ausgehen, immer eingeleitet durch den Befruchtungsprozess. Dieser besteht in der Verschmelzung zweier Zellen, resp. Protoplasmamassen, einer männlichen und einer weiblichen, die von verschiedener Form und Größe sein können, im einfachsten Fall sich äußerlich nicht von einander unterscheiden, in andern scharf von einander verschieden sind. Die Extreme sind jedoch durch Zwischenformen mit einander verbunden. Die beiden mit einander sich vereinigenden Protoplasmamassen werden auch als »Gameten« bezeichnet, sie können entweder eine selbständige Bewegung besitzen (»Planogameten« oder Zoogameten) oder dieselbe entbehren. Folgende Hauptformen der geschlechtlichen Fortpflanzung können unterschieden werden:[1])

1) Die Conjugation und Zygosporenbildung; sie besteht darin, dass zwei Zellen von gleichartiger, wenn auch nicht immer gleicher Beschaffenheit mit einander verschmelzen und eine Fortpflanzungszelle erzeugen, welche als Zygospore bezeichnet wird; diese keimt erst nach längerer Ruhe und erzeugt alsdann entweder Brutzellen oder sofort eine

---

1) Speciellere Nachweisungen über die im Folgenden genannten Thatsachen findet man weiter unten bei der Beschreibung der Algen und Pilze. Die hier angezogenen Thatsachen sind durch de Bary, Pringsheim, Thuret und Bornet, Naegeli, Brefeld u. a. gewonnen.

Pflanze von derselben Art wie diejenige, an welcher die Conjugation stattfand.

Je nach der Natur der conjugirenden Zellen gewinnt der Vorgang der Zygosporenbildung ein sehr verschiedenes Ansehen. Den einfachsten Fall bietet die von PRINGSHEIM entdeckte Conjugation der Schwärmzellen (Planogameten-Kopulation) (Fig. 1 *A*), die während des Schwärmens paarweise mit ihren hyalinen Vorderenden sich erst berühren und nach und nach vollständig zu einer kugeligen Primordialzelle verschmelzen, welche sich mit einer Haut umgiebt und weiter wächst — um später schwärmende Zellen und aus diesen wieder Pflanzen der ursprünglichen Art zu bilden. — Etwas complicirter ist schon die Conjugation der Spirogyren, die man Fig. 25 dargestellt findet; dort sind die conjugirenden Zellen von festen Häuten umgeben, sie treiben einander Auswüchse entgegen, die dann verschmelzen und einen Kanal bilden, durch welchen der lebendige Inhalt der einen Zelle in die andere hinübergleitet, um mit deren Inhalt zu verschmelzen; der verschmolzene Protoplasmakörper umgiebt sich mit einer Zellhaut und wird so zur Zygospore, welche durch direkte Keimung wieder einen Spirogyra-Faden bildet. — Die Zygosporen-Bildung eines Zygomyceten wird durch Fig. 1 *B* erläutert; hier sind beide Zellen, indem sie durch Wachsthum verschmelzen, völlig gleichartig und unbeweglich und nur ein durch Querwände abgegrenzter Theil des vereinigten Inhalts erzeugt die dickhäutige Zygospore, welche nach längerer Ruhe keimt.

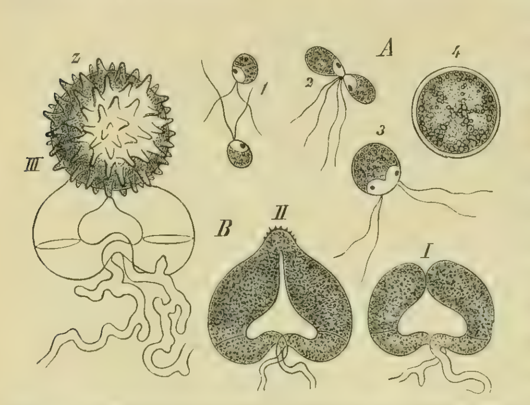


Fig. 1. Verschiedene Formen der Conjugation und Zygosporenbildung. *A* Paarung der Schwärmer von Pandorina. *B* Zygosporenbildung von Piptocephalis (nach PRINGSHEIM und BREFELD). Entwicklungsfolge bei *A* nach den arabischen, bei *B* nach den römischen Zahlen.

2) Der Übergang von der Zygosporen-Bildung zu der zweiten Befruchtungsweise, der Oosporenbildung, ist ein ganz allmählicher, er hat sich sowohl bei den mit beweglichen als den mit unbeweglichen Gameten versehenen Formen vollzogen. Bei den ersteren finden wir solche Übergänge in verschiedenen Verwandtschaftskreisen. So sind die Gameten von Ectocarpus siliculosus einander äußerlich noch ganz gleich, verhalten sich aber verschieden: der eine Schwärmer setzt sich fest und verliert seine Cilien, und gestaltet sich so zum Ei, mit welchem männliche Schwärmzellen verschmelzen (nach BERTHOLD). Bei der demselben Verwandtschaftskreise angehörigen Cutleria sind die beiden schwärmenden Sexualzellen auch an Größe sehr verschieden: der männliche Planogamet, das Spermatozoid, ist

viel kleiner als der weibliche, der sich bald zur Ruhe setzt und zum Ei wird. Bei Fucus endlich ist die Differenz noch größer: der weibliche Gamet, das Ei, ist hier unbeweglich, während der männliche, das Spermatozoid, noch als Schwärmzelle erscheint. Auch hier aber findet die Befruchtung außerhalb der Bildungsstätte des weiblichen Gameten (des Eies), die als Oogonium bezeichnet wird, statt. Bei den grünen Algen dagegen (den Chlorophyceen) ist die weibliche Eizelle oder Oosphaere gewöhnlich unbeweglich, sie bleibt im Oogonium liegen (Fig. 2).

Die männlichen Zellen oder Spermatozoiden, (s. Fig. 2) deren Mutterzellen Antheridien genannt werden, sind sehr klein, durch Cilien beweglich, sie suchen schwärmend die Oosphären auf und, indem ihre Substanz mit der der letzteren verschmilzt, wird die Befruchtung bewirkt. Das Spermatozoid liefert bei seiner Kleinheit einen kaum nennenswerthen Massenbebestandtheil, wirkt aber anregend auf die Eizelle ein, deren Substanz nun sich mit einer festen Zellhaut umgiebt und so die Oospore darstellt.

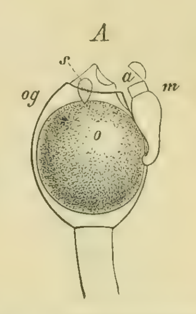


Fig. 2. Oosporenbildung bei Oedogonium (nach PRINGSHEIM). — Es bedeutet *og* das Oogonium, *o* die Oosphäre, *a* das Antheridium, *m* ein kleines männliches Pflänzchen (Zwergmännchen), *s* das Spermatozoid.

Die Oospore kann unmittelbar nach ihrer Entstehung keimen und eine Pflanze erzeugen, welche ihrer eigenen Mutterpflanze gleich ist (Fucus), oder sie keimt erst nach längerer Ruhezeit ähnlich wie die Zygosporen, und dies ist der gewöhnliche Fall; auch in diesem Fall kann die keimende Oospore sofort wieder eine Pflanze erzeugen, welche ihrer

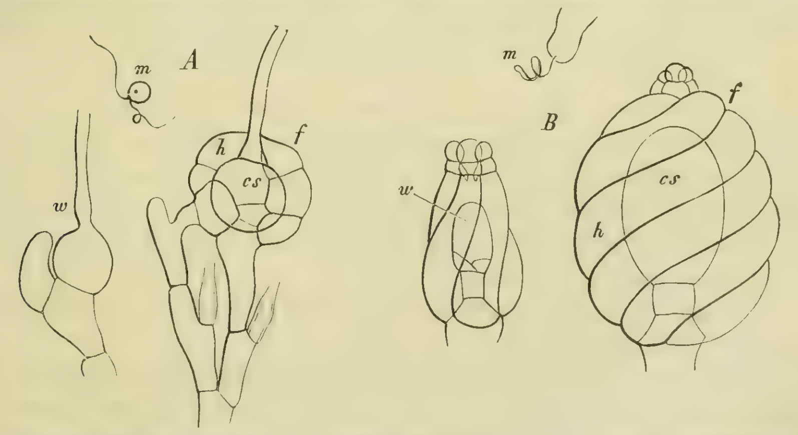


Fig. 3. Beispiele für Oogonienbildung, bei welchen die Oospore vor oder nach der Befruchtung von Hüllschläuchen umgeben wird. *A* Coleochaete, *B* Chara, *m* Spermatozoid, *w* Oogonium (bei Coleochaete mit lang ausgezogenem Schnabel), *h* Hülle, welche das Oogonium resp. die Oospore bei Coleochaete nach, bei Chara vor der Befruchtung erhält, *cs* Oospore.

Mutterpflanze ähnlich ist, z. B. bei Vaucheria, manchen Saprolegnieen; oder die ausgeruhte Oospore erzeugt aus ihrem Inhalt einige oder zahlreiche Schwärmzellen, von denen jede schließlich eine der Mutterpflanze

ähnliche Pflanze erzeugt, so ist es bei Sphaeroplea, Oedogonium und Cystopus.

Auch bei der Kopulation nicht schwärmender Gameten findet ein Übergang von der Zygosporen- zur Oosporenbildung statt, Andeutungen davon finden sich schon bei den Conjugaten (einer Algenklasse); ausgeprägte Oosporenbildung auf diese Weise ist bis jetzt aber mit Sicherheit nur bei gewissen Pilzen, den Peronosporeen, nachgewiesen (bezügl. der Saprolegnieen s. u.). In einer kugelig angeschwollenen Zelle, dem Oogonium, entstehen ein oder mehrere Eier (Oosphaeren). An dieses Oogonium wächst ein anderer Thallusast dicht heran, am Ende desselben wird eine Zelle als Antheridium abgegrenzt; dieses treibt einen Schlauch, den Befruchtungs-

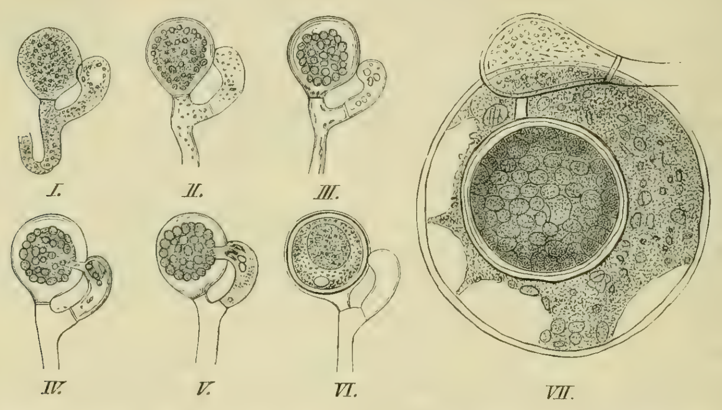


Fig. 4. Oosporenbildung zweier Peronosporeen (*I—VI* Pythium gracile, *VII* Peronospora arborescens). In beiden Fällen im Oogonium, das kugelig angeschwollen ist, nur ein Ei, das bei *VI* u. *VII* befruchtet ist und sich mit einer Membran umgeben hat. (Nach de Bary).

schlauch, durch die Oogonium-Membran hindurch bis zum Ei, und aus dem geöffneten Befruchtungsschlauch treten nun bestimmte, protoplasmatische Inhaltsbestandtheile an das Ei über, um mit demselben zu verschmelzen. Spermatozoiden finden sich hier also nicht, der Vorgang schließt sich vielmehr unmittelbar an den der Zygosporenbildung durch Vereinigung nicht schwärmender Gameten an.

3) Bildung von Sporenfrüchten (»Sporokarpien«) aus Prokarpien und Archikarpien (Karpogonien).

a) Prokarpbefruchtung der Florideen. Die männlichen Organe sind hier kleine, nicht mit aktiver Bewegung begabte Zellchen, die als Spermatien bezeichnet werden. Das weibliche Organ (das Prokarp) besteht vor der Befruchtung aus zwei Theilen: einem Empfängnissapparat, dem die Aufnahme und Übertragung des männlichen Befruchtungsstoffes zukommt, der aber nach derselben zu Grunde geht, und einem Theile, der durch die Befruchtung zu einem Wachsthumsprozess veranlasst wird, in Folge dessen der die Sporen erzeugende Fruchtkörper entsteht. Der letztere Theil des Prokarps

heißt Karpogon, die ihn zusammensetzenden (nicht selten durch sterile Zellen getrennte) Zellen karpogene Zellen. Der Empfängnissapparat wird als Trichogyn bezeichnet.

Die einfachsten Formen der Prokarpbefruchtung schließen sich — abgesehen von der Bewegungslosigkeit der Spermatien — an die Vorgänge der Oogonienbefruchtung von Oedogonium, Coleochaete etc. an. So bei den Bangieen. Das Prokarp ist hier eine einfache Zelle, eine kleine Ausstülpung derselben fungirt als Trichogyn. Mit demselben verschmilzt das Spermatium, worauf sich die karpogene Zelle, d. h. der größere Theil der Prokarpzelle, in acht Zellen, die zu Sporen werden (Karposporen), theilt, gerade wie sich die Oospore von Oedogonium etc. in eine Anzahl von (schwärmenden) Sporen theilt, nur dass sie vorher eine Ruheperiode durchmacht, welche aber nichts für die Oosporen Unentbehrliches ist, denn bei den Oosporen von Fucus z. B. fehlt sie.

Auch bei einer Anzahl anderer Florideen ist das Prokarp einzellig, und der obere, halsförmig verlängerte Theil desselben fungirt als Trichogyn, der untere, etwas angeschwollene als karpogene Zelle resp. als Karpogon. So bei den Nemalieen (Fig. 5). Die karpogene Zelle treibt hier aber nach der Befruchtung eine Anzahl von Zweigen, die in einzelne Zellen zerfallen, deren jede eine Karpospore ist. Die durch Sprossung des Karpogons entstandenen Sporenfrüchte heißen Sporokarpien. Ein integrirender Bestandtheil derselben ist häufig eine Umhüllung, die dadurch zu Stande gekommen ist, dass dem Karpogon benachbarte Zellen Äste treiben, welche das Karpogon und seine Produkte dicht einhüllen. Eine solche Umhüllung kommt übrigens auch schon bei gewissen Zygo- und Oosporen vor, so unter den Zygomyceten bei Mortierella, unter den Chlorophyceen bei den Oosporen

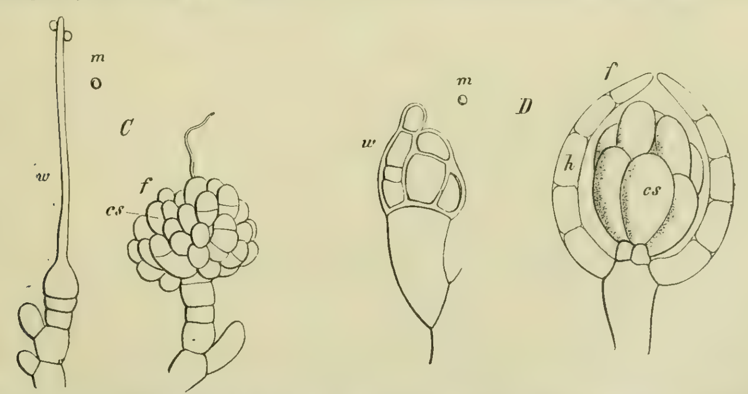


Fig. 5. Prokarp- und Karposporenbildung zweier Florideen. *C* Nemalium, *D* Lejolisia, *w* Prokarp bei Nemalion einzellig mit langem Trichogyn, bei Lejolia mehrzellig, mit kurzem Trichogyn, *m* Spermatien, *cs* Karposporen, *h* Hülle des Sporokarps.

von Coleochaete und Chara (Fig. 3). — Bei anderen Florideen (Fig. 5 *D*) ist das Prokarp schon vor der Befruchtung mehrzellig; einige Beispiele für dies Verhalten werden unten bei Besprechung der Florideen anzuführen sein.

b) Archikarpbildung der Ascomyceten. Während die Prokarpbefruchtung der Florideen an ihren einfachen Formen Analogieen mit der aus der Planogametenkopulation hervorgegangenen Oosporenbefruchtung zeigt, schließt sich die Archikarpbildung der Ascomyceten in ihren einfacheren Formen unmittelbar an die aus der Kopulation unbeweglicher Gameten hervorgegangene Oosporenbildung der Peronosporeen an. Nur ist eine Funktion der Geschlechtsorgane, d. h. eine wirkliche Befruchtung hier in keinem Falle nachgewiesen und auch nicht wahrscheinlich. Die Sporenfrüchte der Ascomyceten sind oft stattliche Körper, deren wesentlichste Bestandtheile in Ein- oder Mehrzahl vorhandene, schlauchförmige Zellen, Asci sind, in denen die Sporen sich bilden.

Einen der einfachsten Fälle von Fruchtbildung liefert Podosphaera Fig. 6 *E*. Aus dem Mycel entspringen zwei Äste, von denen der eine tonnenförmig angeschwollene das Archikarp (*w*) ist, an welches sich ein dünnerer Ast (*m*), der Antheridienast, anlegt, der auch auf seiner Spitze eine kleine Antheridienzelle abgrenzt. Das Archikarp entspricht also dem Oogonium

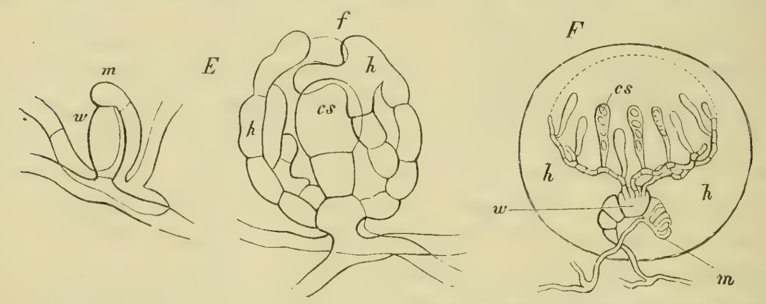


Fig. 6. Fruchtbildung zweier Ascomyceten in schematischer Darstellung. *E* Padosphaera, *F* Ascobolus (nach de Bary und Janszewski), *w* Archikarp, *m* Antheridienzweig, *cs* Asci.

der Peronosporeen, es ist aber kein Oogonium, sein Plasmainhalt contrahirt sich nicht zur Eizelle, sondern aus demselben gehen die Asci hervor, in dem einfachen hier betrachteten Falle in der Art, dass die Archikarpzelle selbst zum Ascus (*cs* Fig. 6 *E*) wird, der auf einer kurzen Stielzelle aufsitzt. Unterhalb der Stielzelle des Ascus sprossen Fäden hervor, welche die Fruchthülle *f* bilden.

Etwas verwickelter sind die Vorgänge bei einem anderen Ascomyceten, dem Ascobolus, von welchem Fig. *F* einen schematischen Durchschnitt darstellt: *w* ist das aus mehreren Zellen bestehende Archikarp, an welches sich ein verzweigter, schlauchförmiger Antheridienzweig anlegt (*m*). Aus einer mittleren Zelle des Karpogons sprossen sodann zahlreiche Fäden hervor, die am Ende ihrer Zweige Asci und in diesen zahlreiche Sporen bilden. Die Fruchthülle ist in diesem Falle sehr massiv, sie entsteht aus Zellenfäden, welche unterhalb des Archikarps hervorsprossen, und bildet endlich ein compactes Pseudoparenchym, in welchem das Archikarp sammt den daraus hervorgegangenen askogenen Fäden und Sporenschläuchen einge-

schlossen ist. Das Mycelium, welches bei den beschriebenen beiden Pilzen die Archikarpien erzeugt, ist im Verhältniss zu der großen Sporenfrucht, die aus dem Archikarp entsteht, unscheinbar, die Sporenfrucht selbst wächst lange Zeit, in vielen Fällen unabhängig von dem Mycelium, fort.

Die Analogie von Archikarp- und Prokarpbefruchtung wird auch dadurch dargethan, dass es Ascomyceten (s. die Flechten) giebt, die wie die Florideen ein Prokarp mit Karpogon und Trichogyn besitzen, mit welch' letzterem ganz ähnlich wie bei den Florideen Spermatien kopuliren.

Fassen wir also das oben über den Sexualprozess Gesagte kurz zusammen, so lässt sich sagen, dass das Resultat desselben immer die Bildung einer oder mehrerer Sporen ist, die Sporen sind entweder ein unmittelbares Produkt der Befruchtung (z. B. die Zygosporen der Conjugaten) oder sie entstehen erst in Folge eines durch die Befruchtung angeregten Vegetationsaktes (Ascomyceten, Florideen etc.). In den extremen Fällen bildet sich in Folge der Befruchtung ein sporenerzeugender Gewebekörper, der bei manchen Ascomyceten z. B. sich auch selbständig ernährt und so als besondere, sporenerzeugende Generation, im Gegensatz zu dem Geschlechtsorgane tragenden Thallus, der geschlechtlichen Generation erscheint, ein Verhältniss, das in dem scharf ausgeprägten Generationswechsel der Muscineen und Thallophyten noch eingehender zu würdigen sein wird.

Apogamie bei den Thallophyten. Es wurde bei den Ascomyceten so eben hervorgehoben, dass bei denselben bei der Fruchtbildung zwar Organe auftreten, deren Analogie mit den männlichen und weiblichen Geschlechtsorganen anderer Thallophyten zweifellos ist, die aber keine sexuelle Funktion mehr haben. Diese Erscheinung des Zeugungsverlustes wird von de Bary als Apogamie bezeichnet und ist bei den Thallophyten ziemlich verbreitet. So kommt es bei manchen Zygomyceten (Syzygites) gelegentlich vor, dass die Kopulationszweige nicht kopuliren, aber trotzdem jeder an seinem Ende eine Zelle bildet, welche die Eigenschaften einer Zygospore hat. Viel auffallender und für einen ganzen Verwandtschaftskreis constant ist die Apogamie bei den Saprolegnieen. Die Geschlechtsorgane stimmen hier der Form nach mit denen der Peronosporeen überein (Fig. 4). Die Antheridien treiben auch in vielen Fällen Befruchtungsschläuche, dieselben bleiben aber geschlossen und lassen keinen befruchtenden Stoff austreten. Trotzdem reifen die Oosporen ganz normal. Andere Saprolegnia-Individuen besitzen zwar Antheridien, dieselben treiben aber keine Befruchtungsschläuche mehr, noch andere endlich besitzen weder Antheridienzweige noch Antheridien und die Oosporen entwickeln sich trotzdem. Hier ist also in den beiden letzterwähnten Fällen mit der Apogamie auch eine Rückbildung der Geschlechtsorgane verbunden, und dieselbe geht bei den Ascomyceten noch weiter. Denn bei manchen derselben lässt sich bei der Entstehung der Fruchtkörper weder Antheridienzweig noch Archikarp unterscheiden, die Fruchtkörper entstehen einfach durch Sprossung und Ver-

flechtung gleichartiger Hyphenzweige, von denen dann einzelne sich zu askogenen Fäden umgestalten. — Auch bei den Chlorophyceen ist ein solcher Fall bekannt: die Oosporen von Chara crinita zeigen die normalen Reifungserscheinungen ohne von Spermatozoiden befruchtet zu sein. — Bei manchen Pilzen, so namentlich der großen Klasse der Basidiomyceten, endlich ist die Bildung von Fruchtkörpern ganz und gar unterdrückt, es finden sich hier nur ungeschlechtliche Fortpflanzungsorgane. — Die Bildung der ungeschlechtlichen Fortpflanzungsorgane soll im Folgenden erörtert werden.

II) Bildung ungeschlechtlicher Fortpflanzungsorgane. Außer den durch Sexualität unmittelbar oder mittelbar erzeugten Sporen, findet bei den Thallophyten gewöhnlich eine ungemein ausgiebige Regeneration durch Brutzellen statt, die weder unmittelbar noch mittelbar durch die Sexualität hervorgerufen wird. Nur wenige Thallophyten, wie die Conjugaten, Sphaeroplea, die Fucaceen, besitzen keine Brutzellen, sondern nur sexuell erzeugte Sporen.

Die Brutzellen oder Gonidien[1]) entstehen am Thallus oft ohne weitere Vorbereitung, indem der gesammte Inhalt gewisser Thallus-Zellen sich verjüngt oder auch theilt und so eine oder mehrere von der Pflanze sich trennende Brutzellen erzeugt. In andern Fällen aber werden besondere Träger oder Behälter am Thallus gebildet, die ausschließlich den Zweck haben, Brutzellen zu erzeugen, entweder durch Abschnürung eigenthümlicher Zweigenden (Stilogonidien, z. B. Piptocephalis, Penicillium u. v. a.) oder durch freie Zellbildung im Innern großer Zellen (Endogonidien, z. B. Saprolegnieen, Vaucheria, Mucorineen). In vielen Fällen, besonders bei vielen Pilzen, findet die Regeneration fast ausschließlich durch solche Brutzellen statt, während nur unter ganz besonders günstigen Umständen der normale Abschluss der Entwicklung durch Sexualorgane und wirkliche Fruchtbildung erreicht wird. Bei andern Pilzen dagegen fehlt, wie oben erwähnt, die Fruchtbildung überhaupt gänzlich.

Sehr häufig sind besonders bei den Algen, aber auch bei einigen Wasser oder feuchte Substrate bewohnenden Pilzen die nackt, d. h. hautlos ausgeschlüpften Brutzellen frei beweglich; sie sind nach dem Freiwerden im Stande, einige Minuten oder selbst stundenlang im Wasser umherzuschwimmen, und indem sie dabei vorangehen, rotiren sie gleichzeitig um ihre Axe. Das vorausgehende Ende ist hyalin, frei von Körnchen und von

---

1) Sämmtliche Fortpflanzungszellen der Thallophyten wurden früher ohne Rücksicht auf ihre Entstehung als »Sporen« bezeichnet. Um die dadurch hervorgerufene Verwirrung zu beseitigen, hat Sachs vorgeschlagen, nur die direkt oder indirekt in Folge eines Sexualaktes entstandenen Fortpflanzungszellen als Sporen zu bezeichnen, also die Zygosporen, Oosporen, Karposporen und Askosporen etc., die ungeschlechtlichen Fortpflanzungsorgane aber als Gonidien (bei den Pilzen vielfach auch Conidien benannt, von *Κονία*, Staub). Wie es scheint, lässt sich aber die alte Bezeichnung nicht beseitigen, da sie durch vielfache anderweitige Benennungen (Sporangien) etc. eingebürgert ist.

Farbstoff, und bei manchen Algen liegt seitlich hinter dem hyalinen Theil ein kleines rothes Körperchen; die genannte Bewegung wird verursacht durch die Schwingungen sehr feiner Fäden (Cilien). Gewöhnlich sitzen zwei solcher Cilien am hyalinen Vorderende oder vorne an der Seite, zuweilen ist auch nur eine einzige Cilie vorhanden oder das hyaline Vorderende ist von einem dichten Kranz zahlreicher Cilien umgeben, oder endlich, die ganze Oberfläche der Schwärmzelle ist mit ganz kurzen Cilien besetzt. Während des Schwärmens beginnt die Ausscheidung einer Zellstoffhaut, dann setzt sich die Schwärmzelle, zur Ruhe kommend, an irgend einem Körper fest und zwar mit dem Vorderende, die Cilien verschwinden und die Keimung beginnt, indem das bei der Bewegung hintere Ende zum freien Vegetationspunkt, also zum Vorderende der jungen Pflanze wird. Es wurde schon erwähnt, dass in manchen Fällen die Conjugation von schwärmenden Zellen ausgeführt wird, diese sind dann natürlich nicht als Brutzellen zu betrachten, sondern als Sexualorgane (Gameten), die eben nur schwärmenden Brutzellen täuschend ähnlich sind; übrigens hat man Ursache zu glauben, dass die Schwärmzellen mancher Algen, die man bisher für bloße Brutzellen gehalten hat, paarungsfähig sind und also Gameten darstellen. Überhaupt können Schwärmzellen der beschriebenen Art im Entwicklungsgang an den verschiedensten Stellen auftreten, nicht selten wird der ganze Inhalt einer Oospore (z. B. Coleochaete) in Schwärmzellen umgewandelt, die dann erst keimen; selbst Brutzellen, wie die sogenannten Gonidien der Peronosporeen, können ihren Inhalt in Schwärmzellen umwandeln; in wieder andern Fällen werden die Schwärmzellen in besonderen Thalluszweigen gebildet, und nicht selten können ganz beliebige, vegetative Zellen des Thallus ihren gesammten Inhalt in Form von Schwärmzellen entlassen. Bisher wurden die Schwärmzellen Schwärmsporen, Zoosporen, genannt; es wäre nach dem p. 12 über den Begriff der Spore Mitgetheilten nützlich, den Ausdruck Schwärmzellen oder Zoogonidien allein zu brauchen und die Behälter, in welchen zuweilen die Schwärmzellen in großer Menge entstehen, nicht als Zoosporangien- sondern als Zoogonidien-Behälter zu bezeichnen. Es ist übrigens offenbar von nebensächlicher Bedeutung, ob die Brutzellen einfach abfallen, wie bei den meisten Pilzen, wo sie dann gewöhnlich als Gonidien bezeichnet werden, und bei manchen Algen, oder ob sie in Form von Schwärmzellen auftreten; es hängt das offenbar ganz von der Lebensweise der Pflanzen ab, das Schwärmen oder Nichtschwärmen hat nicht eine morphologische, sondern eine physiologische Bedeutung, ähnlich wie bei den Samen und Früchten der Phanerogamen die einen durch besondere Flugapparate beweglich sind, die andern einfach abfallen; zudem finden wir bei der Gattung Vaucheria alle Übergänge von freibeweglichen Schwärmzellen zu einfach abfallenden Gonidien; und noch auffallender ist das Verhältniss bei den als Peronosporeen bezeichneten Pilzen, die je nachdem sie

Wasser resp. ein feuchtes Substrat bewohnen, Schwärm-Gonidien oder bei auf Landpflanzen schmarotzenden Formen bewegungslose Gonidien bilden.

Systematische Eintheilung der Thallophyten. Die systematische Eintheilung der Thallophyten beruhte früher auf rein habituellen Merkmalen, wonach man drei Klassen derselben, nämlich Algen, Pilze, Flechten, unterschied. Es hat sich nun herausgestellt, dass die Flechten nicht als besondere Klasse den Algen und Pilzen gegenübergestellt werden können, vielmehr sind sie den Pilzen einzureihen, und zwar in ihrer weit überwiegenden Mehrzahl den Ascomyceten, nur eine, resp. zwei Gattungen gehören den Basidiomyceten an. Es würden somit nur zwei Klassen zu unterscheiden sein, nämlich Algen und Pilze. Wollte man die beiden Klassen in der historisch überkommenen Form beibehalten, so könnte man sie nur dadurch von einander abgrenzen, dass man alle chlorophyllhaltigen Thallophyten für Algen, alle nichtchlorophyllhaltigen als Pilze erklärt. Als systematisches Eintheilungsprincip aber wäre dieses Merkmal nicht geeignet.

Vor Allem ist hervorzuheben, dass die Gegenwart oder der Mangel des Chlorophylls durchaus kein Grund sein kann, morphologisch nahe verwandte Pflanzen, die in ihrem Aufbau und ihren Sexualorganen, wo solche vorhanden sind, übereinstimmen, von einander zu trennen. Bei den Phanerogamen ist dieser Grundsatz längst in voller Geltung; wollte man bei den Phanerogamen alle nicht chlorophyllhaltigen Pflanzen als eine Klasse den chlorophyllhaltigen gegenüberstellen, so würde man die Rafflesiaceen, Balanophoreen, die Corallorhiza, die Cuscuta, die Orobanchen, Monotropa u. a. trotz der Verschiedenheit ihrer Organisation in eine Klasse vereinigen und sie aus ihrer wahren Verwandtschaft herausreißen müssen. Niemand zweifelt aber, dass die Cuscuta zu den Convolvulaceen, die Orobanchen zu den Labiatifloren, die Monotropa zu den Pyrolaceen, die Corallorhiza zu den Orchideen gehören. Diese Verwandtschaften werden bei den Phanerogamen zunächst aus der Blüthen- und Embryobildung erschlossen, und Niemand nimmt den geringsten Anstoß daran, dass der Chlorophyllmangel und die eigenthümliche Lebensweise der genannten Pflanzen ihnen ein so fremdartiges Aussehen im Vergleich zu ihren nächsten Verwandten verleiht; es ist einer der schönsten Erfolge ächt wissenschaftlicher Morphologie und Systematik, dass man bei den Phanerogamen dahin gekommen ist, den auffallenden Habitus der Schmarotzer und Humusbewohner als eine für die Systematik ganz untergeordnete Nebensache zu erkennen. Derselbe Grundsatz ist nun aber auch maßgebend, wenn es darauf ankommt, die Verwandtschaftsverhältnisse der Thallophyten systematisch klar zu legen: der Habitus und die Lebensweise, das Vorhandensein oder der Mangel des Chlorophylls ist auch bei den Thallophyten für die Bestimmung der Verwandtschaften durchaus gleichgiltig, wie etwa bei der Eintheilung des Menschengeschlechts in natürliche Racen der Umstand, ob die einen sich durch eigene Arbeit selbst

ernähren oder die andern von Raub und Krieg leben; alle chlorophyllfreien Thallophyten, also alle bisher als Pilze bezeichneten, müssen nothwendig in ihrer Lebensweise und ihrem Habitus mehr oder weniger mit einander übereinstimmen, weil sie sämmtlich darauf angewiesen sind, organische, kohlenstoffhaltige Nahrung aus ihrer Umgebung aufzunehmen; nehmen sie dieselbe aus lebendigen Körpern, so kommt Parasitismus der verschiedensten Art zum Vorschein; sind sie im Stande, abgestorbene organische Reste auszunutzen, so wird die Lebensweise und der Habitus der Pflanzen sich auch darnach richten müssen. Die Algen im bisherigen Sinne dagegen sind im Stande, kohlenstoffhaltige Nahrungsstoffe selbst durch Assimilation von Kohlensäure zu erzeugen, sie brauchen daher weder als Parasiten noch als Saprophyten zu leben, sie können sich freier und ungebundener entfalten, nur sind sie durch Eigenthümlichkeiten ihrer Organisation auf das Leben im Wasser oder an feuchten Orten angewiesen. Durch die Nothwendigkeit, selbst zu assimiliren, sind die Algen genöthigt, beleuchtete Orte zu bewohnen, die Pilze dagegen können des Lichts zu ihrer Ernährung wenigstens entbehren.

Alle diese Thatsachen sind für die Bestimmung der Verwandtschaftsgrade d. h. für die Aufstellung eines natürlichen Systems der Thallophyten an und für sich ganz gleichgiltig. Dieser Zweck wird vielmehr nur durch die Vergleichung der morphologischen Verhältnisse, wie sie im gesammten Entwicklungsgange sich darstellen, erreicht[1]. Ehe derselbe für alle jetzt genauer bekannten Algen festgestellt war, konnte es scheinen, dass die Form der Sexualorgane und die Folgen des Sexualaktes das einfachste Mittel abgäben, um die Thallophyten ohne Rücksicht auf den Besitz oder den Mangel an Chlorophyll in Gruppen einzutheilen, welche einen klaren Überblick über den Entwicklungsgang dieser Gewächse geben. Dass solche Gruppen, in denen also »Pilze« und »Algen« neben einander stehen, auch anzunehmen sind, ist zweifellos. Hierher gehören die Schizophyten, Thallophyten einfachster Art, welche eine Algengruppe, die Cyanophyceen und eine Pilzgruppe, die Schizomyceten, umfassen. Andere Pilz- und Algengruppen stehen als isolirte Abtheilungen, deren Anknüpfung an die übrigen noch zweifelhaft ist, da. Hierher gehören die Myxomyceten (Schleimpilze) und die Diatomeen. Die übrigen Thallophyten stellen zwei, aus verschiedenen, unter sich aber doch zusammenhängende Gruppen bildende Reihen dar, von denen die eine ausschließlich aus Algen, die andere aus Pilzen gebildet ist. Diese beiden Gruppen können deshalb auch als Algen und Pilze im engeren Sinne bezeichnet werden, da sie nicht alle der herkömmlicher Weise unter diesen Benennungen zusammengefasste Thallophyten umfassen. Die Form und Wirkungsweise der Sexualorgane und die Folgen des Sexualaktes sind nicht nur innerhalb jeder dieser beiden

---

1) Vgl. de Bary, Zur Systematik der Thallophyten, Bot. Zeit. 1881, Nr. 1.

großen Gruppen, sondern auch bei Angehörigen von Unterabtheilungen derselben verschieden. Nahe verwandte Formen zeigen z. B. bald Zygo- bald Oosporenbefruchtung, und dass auch die Bildung von Sporokarpien bei Pilzen und Algen nach verschiedenen Richtungen hin sich entwickelt hat, wurde oben schon hervorgehoben.

Die Thallophyten werden demgemäß in folgender Reihenfolge, die aber durchaus nicht mit der Abtrennung gleichwerthiger Gruppen zusammenfällt, behandelt werden:

I. Myxomyceten (Schleimpilze).
II. Diatomeen (Bacillarieen).
III. Schizophyten,
  a) Chlorophyll- (und Phycocyan) haltige Formen: Cyanophyceen,
  b) chlorophyllfreie Formen: Schizomyceten.
IV. Algen (im engeren Sinne)
  a) Chlorophyceen,
  b) Phaeophyceen,
  c) Rhodophyceen (Florideen).
V. Pilze (im engern Sinne)
  a) Chytridieen,
  b) Ustilagineen,
  c) Phycomyceten,
  d) Ascomyceten,
  e) Aecidiomyceten (Uredineen),
  f) Basidiomyceten.

I. Die Myxomyceten[1])

weichen in ihrem äußern Aussehen, namentlich bezüglich ihres Vegetationskörpers, so sehr von den übrigen Thallophyten ab, dass manche sie selbst ganz vom Pflanzenreich glauben trennen zu müssen. Mit den Pilzen theilen sie die Lebensweise, sie sind meist Saprophyten (d. h. Bewohner todter, organischer Substrate), einzelne wie Plasmodiophora Brassicae, die Ursache der Kohlhernie, Parasiten. Nur wenige (Physarum album) leben im Wasser, die meisten in den Zwischenräumen feuchter Substrate, in welchen sie umher-

1) de Bary, die Mycetozoen, Leipzig 1864. — Cienkowski in Jahrb. für wiss. Bot. III. p. 325 u. 400. — Brefeld: über Dictyostelium mucoroides, Abhandl. der Senkenb. Ges. zu Frankfurt a./M. 1869, VII. Bd. — Rostafinski, Versuch eines Systems der Mycetozoen, Strassburg 1873. — Woronin, Plasmodiophora Brassicae, Pringsheims Jahrb. für wiss. Bot. XI. — Bezügl. der Zellkerne, s. Schmitz in Sitzungsber. der niederrh. Gesellsch. 4. August 1879, p. 21 des Sep.-Abdr. — Strassburger, Zellbildung und Zelltheilung. III. Aufl. p. 79.

kriechen in Form nackter, amöbenähnlicher Protoplasmamassen (Plasmodien), in denen nach neueren Forschungen zahlreiche Zellkerne sich befinden.

Die Myxomyceten werden gewöhnlich erst zu der Zeit bemerkbar, wo sie aus ihrem porösen Substrat heraustretend ihre verhältnissmäßig großen Fruchtkörper bilden; die größten unter diesen letzteren sind die schwefelgelben, im Sommer auf Gerberlohe erscheinenden Fladen, welche unter dem Namen der Lohblüthe (Aethalium septicum) bekannt sind; die Größe und ungefähre Form von Haselnüssen zeigen die Früchte von Lycogala, welche aus Baumstümpfen hervortreten. Bei den meisten anderen Myxomyceten sind die Früchte kleine, gestielte Kapseln, welche wie die der vorigen zahllose, sehr kleine, rundliche, derbwandige Sporen enthalten; oft kommen bei dem Aufspringen dieser Kapseln noch andere Gebilde zum Vorschein, die man als Capillitium bezeichnet: haarähnliche, oft netzartig oder gitterförmig verbundene Röhren oder Fäden (Fig. 7 *C*),

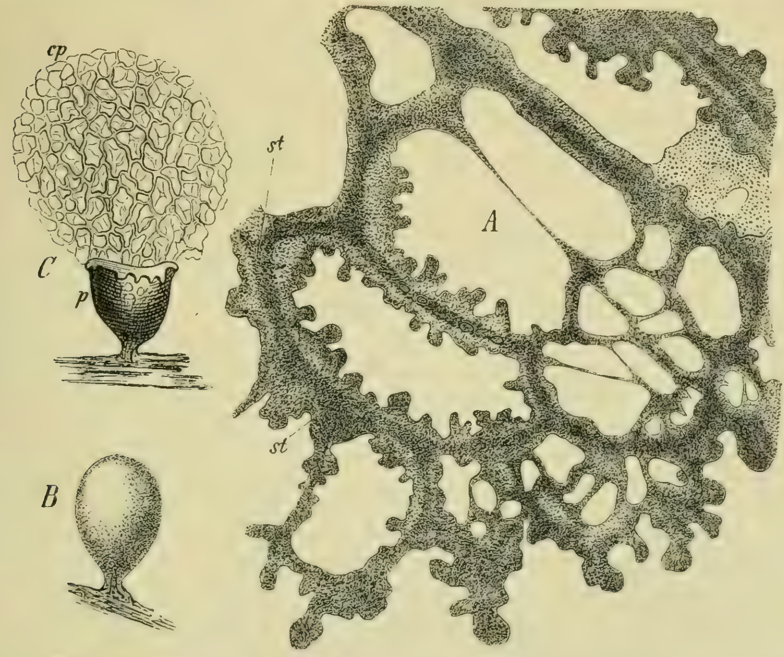


Fig. 7. *A* Plasmodium von Didymium leucopus (nach Cienkowski) 350 mal vergr. — *B* eine noch geschlossene Frucht von Arcyria incarnata, *C* eine solche nach Zerreißung der Wand *p* und Ausdehnung des Capillitiums *cp* (nach de Bary, 20mal vergr.).

auf deren Ursprung wir zurückkommen. Bei der von Brefeld entdeckten Art Dictyostelium mucoroides fehlt sowohl das Capillitium, wie auch die äußere Wand des Fruchtkopfes, der hier nur aus einem parenchymatisch zelligen Stiel und einem rundlichen Sporenhaufen als Köpfchen besteht. Die Sporen von Dictyostelium entwickeln sich in dem wässrigen Decoct von Kaninchenmist auf dem Objektträger und erzeugen schließlich unter den Augen des Beobachters nach einigen Tagen wieder reife Früchte. Die Keimung der Sporen besteht darin, dass der ganze Protoplasmakörper einer solchen aus der geplatzten Haut heraustritt und nun unter amoebenartigen Bewegungen herumkriecht und durch Ernährung heranwächst. Bei den andern Myxomyceten (vgl. Fig. 8) geht aus der Spore zunächst ein mit einer Cilie, einem Zellkern und einer contraktilen Vacuole versehener Schwärmer hervor, der sich unter lebhafter Bewegung der Cilie und indem sich seine Gestalt verändert, tanzend und hüpfend bewegt, außerdem aber auch

eine kriechende Bewegung zeigen kann, bei welcher er dem Substrat aufliegend und nach allen Seiten hin Fortsätze treibend sich bewegt. Schließlich wird die Cilie eingezogen, und er geht nun definitiv in den amöboiden Zustand über (Fig. 8), welchen die Keimungsprodukte von Dictyostelium von Anfang an haben. Nachdem diese Amöben sich beträchtlich vergrößert haben, theilen sie sich nach einigen Tagen und vermehren sich auf diese Weise wiederholt. Später wird die Bewegung träger, die Amöben kriechen schaarenweise zusammen, legen sich direkt aneinander und verschmelzen endlich zu größeren Klumpen; hat sich erst ein solcher gebildet, so kriechen die übrigen von allen Seiten her gegen dies Centrum hin zusammen, verschmelzen damit und vergrößern auf diese Weise den Protoplasmakörper, der sich später mehr und mehr abrundet. Obwohl der Vorgang in seinen Einzelheiten noch näher zu untersuchen ist, so kann es doch wohl kaum einem Zweifel unterliegen, dass es sich hier nicht um eine wirkliche Verschmelzung der Bestandtheile der Plasmakörper[1]), also Kern mit Kern, Plasma mit Plasma, handelt wie bei dem Geschlechtsakt einer Conjugate oder Mucorinee, sondern, dass hier nur eine mehr äußerliche Vereinigung der nackten Plasmamasse stattfindet. Einen ähnlichen Vorgang finden wir z. B. bei manchen Basidiomycetenmycelien, deren Zellen auf weite Strecken hin mit einander in Communication treten, ohne dass hier natürlich an einen Sexualakt zu denken wäre. Auch das Aneinanderlegen der Hydrodictyonschwärmer zu einem Netz (p. 45) kann als Analogon herangezogen werden, wobei eben zu berücksichtigen ist, dass die Amöben nicht von einer Zellhaut umgeben sind. Das Plasmodium von Dictyostelium verharrt nur kurze Zeit im vegetativen Stadium, dann schreitet es zur Bildung der Fruchtkörper. Die Bildung dieses Fruchtkörpers aus dem rundlichen Plasmodium von Dictyostelium beginnt damit, dass in der Mitte desselben durch freie Zellbildung zahlreiche, mit Zellstoffhaut umgebene Zellen entstehen, welche mit einander zu einem parenchymatischen Gewebe sich vereinigen, welches im Inneren des Plasmodiums eine auf dem Substrat senkrecht stehende Säule oder Stiel darstellt. Indem diese Säule immer höher emporwächst, kriecht das übrige, sie umhüllende Protoplasma an ihr empor, sammelt sich um den Gipfel derselben zu einem runden Klumpen, dessen ganze Substanz nun in zahlreiche Sporen zerfällt. Hier haben wir den Entwicklungsgang eines Myxomyceten in seinem einfachsten Schema vor uns. Bei den meisten anderen Myxomyceten treten große Complicationen auf und die Entwicklung wird weitläufiger. Zunächst ist der Beginn dieser Entwicklung bei allen Myxomyceten wesentlich der gleiche, die Sporen erzeugen einen bis acht austretende Schwärmer, die später zu Amöben werden, diese wachsen und vermehren sich durch wiederholte Theilung, um später in großer Zahl mit einander zu verschmelzen und Plasmodien zu bilden. Allein die Plasmodien der anderen Myxomyceten gehen nicht sofort zur Bildung des Fruchtkörpers über, sondern leben längere Zeit unabhängig, kriechen in den feuchten Zwischenräumen ihrer Substrate umher, so z. B. die gelben Plasmodien

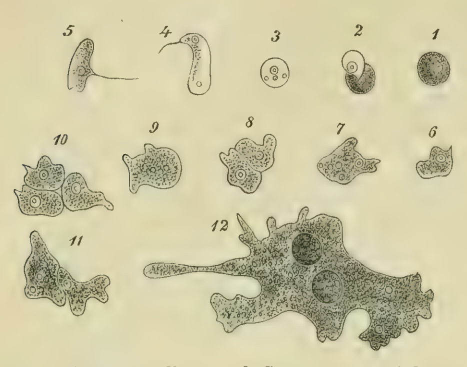


Fig. 8. Physarum album nach CIENKOWSKI. — 1 Spore; 2 Austritt ihres Inhalts; 3 der befreite Inhalt; 4, 5 dieser als Schwärmer mit einer Cilie; 6, 7 nach Verlust der Cilie; 8, 9, 10, 11 Verschmelzung der Amoeben; 12 ein kleines Plasmodium.

1) Bei Guttulina rosea, einem sehr einfachen Myxomyceten, häufen sich nach CIENKOWSKI (Bot. Jahresber. 1873, p. 61) die Amöben nur an, ohne zu verschmelzen.

im Inneren der Gerberlohe, die endlich an die Oberfläche hervorkommen und nun zu den großen Fladen verschmelzen, welche als Lohblüthe bekannt sind. Andere Plasmodien kriechen längere Zeit in verwesendem Holz oder zwischen faulem Laub umher, um endlich ebenfalls auf die Oberfläche hervorzutreten und dann gewöhnlich zahlreiche Fruchtkörper auf einmal zu bilden. Von der Art und Weise, wie bei diesen Bewegungen der Plasmodien netzartige Formen entstehen, mag Fig. 7 A eine Vorstellung geben; die Substanz des Plasmodiums, im Inneren körnig und wasserreich, außen durch eine homogene Hautschicht begrenzt, ändert fortwährend ihre Form, es entstehen an verschiedenen Stellen Ausstülpungen, die sich gewissermaßen fließend und kriechend fortbewegen, sich verzweigen, unter einander anastomosiren, während von hinten her die Substanz nachfließt, und auf diese Weise ein Fortkriechen des ganzen Systems ermöglicht. Unmittelbar vor der Zeit der Fruchtbildung macht sich das Streben geltend, an aufrechten Körpern emporzukriechen, so dass schließlich die Fruktification oft weit entfernt von dem ursprünglichen ernährenden Substrat auf Pflanzen, Stengeln, Blättern stattfindet. Zum Zweck der Fruktification sammelt sich das Plasmodium an gewissen Stellen, bildet entweder einen breiten Kuchen, wie bei der Lohblüthe, oder aufstrebende weiche Auswüchse, welche nach und nach die Form der späteren Früchte annehmen, meist die von gestielten Kugeln, Keulen oder gewundenen Röhren[1]), Gestaltungsvorgänge welche sich gewöhnlich in einigen Stunden vollziehen. Es wurde schon gesagt, dass der reife Fruchtkörper gewöhnlich von einer festen Haut umgeben ist, und dass im Inneren häufig ein sogenanntes Capillitium entsteht, in dessen Zwischenräumen die zahlreichen Sporen liegen. Die Fruchtwand sowohl wie das Capillitium ist nicht aus Cellulose gebildet, ebenso wie der gewöhnlich hohle Fruchtstiel; man darf vielmehr annehmen, dass die Substanz des Plasmodiums, nachdem es bereits die Umrisse des Fruchtkörpers angenommen hat, sich einfach in zweierlei Substanzen differenzirt, von denen die eine in mannigfaltiger Form zu Häuten und Röhrchen, soliden Strängen erhärtet und so den Stiel, die Fruchtwand und das Capillitium bildet. Das übrige für weitere Entwicklung befähigte Protoplasma dagegen zerfällt in kleine, gerundete Portionen, die sich mit Zellhäuten umgeben und so die Sporen darstellen.

Bei jener Differenzirung des Protoplasmas in Sporen und in jene nicht weiter entwicklungsfähigen Portionen (Fruchtwand, Capillitium) entledigt es sich auch anderer für die Fortpflanzung überflüssiger Inhaltsportionen, vor Allem des Kalkes, der oft in großen Quantitäten als kohlensaurer Kalk in feinkörniger Form ausgeschieden wird, und der gelben Substanz, welche in lockeren Flocken die Fruchtkörper der Lohblüthe übersieht.

Die sämmtlichen Bewegungszustände der Myxomyceten haben die Eigenthümlichkeit, dass sie in Ruhezustände übergehen können, welche die Fähigkeit besitzen, Perioden der Austrocknung zu überstehen. Die Schwärmer nehmen dabei Kugelform an und encystiren sich, d. h. umgeben sich mit einer Membran, die sie, unter geeigneten Bedingungen (Feuchtigkeit, Wärme) ihre Beweglichkeit wieder gewinnend, verlassen. Kleine Plasmodien zeigen die gleiche Erscheinung der Encystirung. Die großen gehen in eigenthümlicher Form in den Ruhezustand über: es bilden sich nämlich vielzellige Körper, sogenannte Sklerotien, das Plasmodium zieht seine Zweige ein und erstarrt; bei dem der Lohblüthe bilden sich kleine Knöllchen. Damit ist eine wesentliche Strukturveränderung verbunden: das Plasmodium sondert sich simultan in sehr zahlreiche polyedrische Zellen, die dadurch ausgezeichnet sind, dass sie sich durch Cellulosewände gegen einander abgrenzen. Ein Durchschnitt durch das Sklerotium zeigt die letzteren

---

1) Als »Aethalium« bezeichnet Rostafinski große Fruchtkörper, welche durch Verschmelzung mehrerer einfacher Fruchtkörper entstehen, also Synkarpien derselben, wie bei der Lohblüthe.

dann als feine Maschen. Wenn das so in den Ruhezustand übergegangne Plasmodium unter die geeigneten Bedingungen des Lebens kommt, werden die gesammten Cellulosewände aufgelöst, und die ganze Masse verwandelt sich wieder in ein bewegliches Plasmodium. Während also das Plasmodium selbst, wie aus der ganzen obigen Schilderung hervorgeht, ein Organismus ist, auf welchen das Zellenschema keine Anwendung findet, ein nichtcellulärer[1]) Körper, hat es doch die Fähigkeit unter bestimmten Umständen eine zellige Struktur anzunehmen. — In ihrem beweglichen Zustande zeigen die Plasmodien — abgesehen von ihrem negativen Geotropismus zur Zeit der Fruchtreife — eine Reizbarkeit für Feuchtigkeit und Licht[2]). Ist die Lohe, in welcher man das Plasmodium der Lohblüthe cultivirt, nur mäßig feucht, so erscheinen die Plasmodien gleichzeitig in großer Menge auf der Oberfläche, ist sie feuchter, so erscheinen sie nur allmählich und nur an trockeneren Stellen. Besprengt man den Platz, wo ein Plasmodium erschienen ist, so verschwindet es, um erst nach längerer Zeit wieder zu erscheinen. — Von den beleuchteten Stellen wandert das Plasmodium weg, werden sie direkt von stärkerem Lichte getroffen, so treten größere Conglomerationen in ihnen auf. — Von großem Einfluss bei allen diesen Bewegungserscheinungen ist aber das Stadium, in dem sich das Plasmodium gerade befindet, namentlich der Umstand, ob es nahe an der Fruchtbildung ist oder nicht.

II. Die Diatomeen[3]).

Die Diatomeen (oder Bacillariaceen) bilden eine scharf umgrenzte Gruppe, für die nur bei den Desmidieen (einer Chlorophyceen-Gruppe) einige, aber ziemlich äußerliche Anknüpfungspunkte gesucht werden können. Es sind einzellige Pflanzen von mikroskopischen Dimensionen[4]), die sich vor Allem durch die eigenthümliche Struktur ihrer Membranen auszeichnen. Dieselben sind sehr stark verkieselt und aus zwei Hälften zusammengesetzt, von denen die eine über die andere wie der Deckel einer Schachtel über den Boden derselben übergreift (Fig. 9). Die übereinandergreifenden Ränder der beiden Hälften werden als die »Gürtelbänder«, das Boden- und Deckelstück als die »Schalen« bezeichnet. Der Inhalt besitzt Chlorophyllplatten,

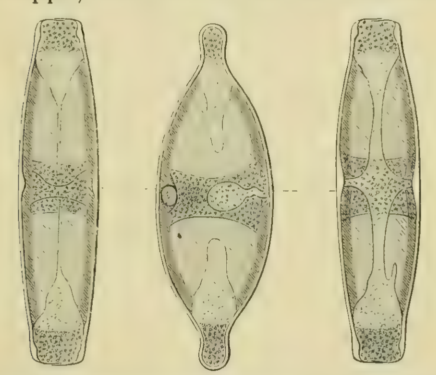


Fig. 9. Anomoeneis sphaerophora nach Pfitzer. In der Mitte in Schalenansicht, rechts und links die dem rechten und linken Schalenende entsprechende Gürtelbandansicht. Die Endochromplatten sind schraffirt (900).

1) Sachs, phys.-med. Ges. Würzburg, 23. Novbr. 1878.

2) Baranetzky, influence de la lumière sur les plasmodia des Myxomycètes, mém. de la soc. nat. des Scienc. nat. de Cherbourg T. XIX.

3) Pfitzer, über Bau und Entwicklung der Bacillariaceen (Diatomaceen) in Hanstein, botan. Abhandl. I. Bd. 2 Heft; Schmitz, über die Auxosporenbildung der Bacillariaceen, Sitzungsber. der Naturf. Gesellsch. zu Halle 9. Juni 1877.

4) Die Süßwasserformen erreichen nach Pfitzer nur selten eine Länge von $1/3$ mm, sind aber gewöhnlich viel kleiner, unter den marinen Formen finden sich bis 3 mm lange (Synedra Thallothrix).

deren Färbung aber verdeckt ist durch das Auftreten eines braunen Farbstoffes (»Diatomin«) welcher dem braunen dem Chlorophyll beigemengten Farbstoff der Phaeophyceen nahesteht und die gefärbten Inhaltspartieen (Endochromplatten) der Diatomeenzellen braun oder gelb erscheinen lässt. Außer der gewöhnlichen Protoplasmaströmung im Inneren zeigen sie eine kriechende Ortsbewegung, vermöge deren sie an festen Körpern hingleiten oder kleine Körnchen ihrer Umgebung an ihrer Oberfläche hinschieben; dies geschieht nur an einer Längslinie der Haut, in welcher SCHULTZE Spalten oder Löcher vermuthet, durch die Protoplasma heraustritt; dieses, bis jetzt jedoch noch nicht direkt gesehen, vermittelt vielleicht die gleitende Bewegung, die von andern auf osmotische Erscheinungen zurückgeführt wird (vgl. MERESCHOWSKY, Bot. Zeit. 1880, pag. 529).

Die Diatomeenzellen leben entweder einzeln im Wasser (Süß-, Brack- und Salzwasser), oder sie bleiben zu Fäden verbunden. Andere stehen einzeln oder zu mehreren auf gallertigen Stielen (Fig. 10), oder sie sind einer Gallertmasse eingebettet, die bei einzelnen Formen die Gestalt regelmäßig verzweigter Stränge annehmen kann, z. B. Schizonema. Sie vermehren sich durch Zweitheilung. Bei beginnender Zelltheilung schieben sich die beiden Schalenhälften von einander ab, und nach der Theilung des Inhalts in zwei Tochterzellen bildet jede der Tochterzellen eine neue Schale an ihrer Theilungsfläche, welche mit ihrem eingeschlagenen Rande (dem Gürtelstück) in dem Gürtelstück der von der Mutterzelle herstammenden Schale steckt; diese letztere greift wie ein Schachteldeckel über das neu gebildete Hautstück; die beiden neuen Hautstücke der beiden Tochterzellen liegen zunächst an einander. Da nach PFITZER ein Wachsthum der Kieselschalen, die übrigens etwas organische Substanz enthalten, nicht stattfindet, so leuchtet ein, dass die neuen Zellen von Generation zu Generation immer kleiner werden: haben sie so ein gewisses Minimum der Größe erreicht, so werden dann plötzlich wieder große Zellen, die Auxosporen, gebildet, indem der Inhalt der kleinen Zellen die auseinanderfallenden Kieselschalen verlässt und sich entweder bloß durch Wachsthum oder durch Conjugation und Wachsthum vergrößert, worauf die Auxosporen sich mit neuen Schalen umgeben. Da die großen Auxosporen etwas anders geformt sind, als ihre kleineren Mutterzellen und Urmutterzellen, so gehen aus ihrer Theilung nothwendig ebenfalls zunächst anders geformte, verschiedenhälftige Zellen hervor, ähnlich wie bei den Desmidieen. Die beiden Schalen sind also immer von ungleichem Alter. — Betreffs der Art und Weise der Auxosporenbildung lassen sich mit PFITZER und SCHMITZ fünf verschiedene Typen unterschieden.

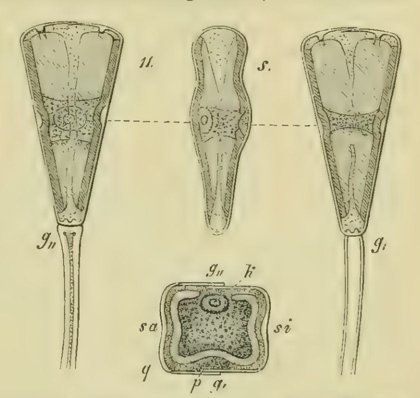


Fig. 10. Gomphonema constrictum Ehrbg. nach PFITZER. *s* Schalenansicht (Zellkern sichtbar) *g*, die dem rechten, *g*,, die dem linken Schalenrande entsprechende Gürtelbandansicht. *q* Querschnitt durch die Zellmitte, welcher die Zusammensetzung der verkieselten Membran aus zwei in einander geschobenen Hälften (*sa* größere, *si* kleinere Schale) besonders deutlich erkennen lässt, *k* Zellkern, *p* dichte Plasmamasse, *sa* größere, *si* kleinere Schale, *g*, *g*,, die beiden Gürtelbandflächen.

Der einfachste Typus besteht in einer einfachen Verjüngung der einzelnen Zellen. Ein einzelnes Zellenindividuum wirft seine beiden Schalen ab und beginnt, bald von einer ausgeschiedenen Gallerthülle umgeben, bald ohne eine solche, sich auszudehnen, und zu vergrößern. Anfangs nackt erscheint es bald von einer dünnen, kieselfreien

Membran (dem »Perizonium«) umgeben. Hat die Auxospore dann ihre vollständige Größe erreicht, so scheidet sie innerhalb des Perizoniums nach einander zwei kieselhaltige Membranhälften aus und vermehrt sich nun, während das Perizonium zu Grunde geht, so lange durch Zweitheilung, bis nach Erreichung des Größen-Minimums wieder die Auxosporenbildung stattfindet. So ist der Vorgang bei einer ziemlich großen Anzahl von Formen z. B. Melosira varians, Cyclotella Kützingiana, Cocconeis Pediculus.

Der zweite Modus der Auxosporenbildung unterscheidet sich von dem ersten nur dadurch, dass die Plasmamasse einer Mutterzelle sich in zwei membranlose Tochterzellen theilt, die aus den auseinanderklaffenden Schalen der Mutterzelle hervortreten und sich je zu einer einzelnen Auxospore entwickeln. Diese Art der Auxosporenbildung ist nur für Rhabdonema arcuatum von Smith und Lueders angegeben worden.

Ein dritter, bei sehr zahlreichen Diatomeen sich findender Modus zeigt stets zwei Zellenindividuen vereint bei der Bildung der Auxosporen, ohne dass jedoch eine Kopulation stattfände. Zwei Individuen legen sich neben einander an und scheiden beide Gallerte aus, welche zusammenfließend das Zellpaar als gemeinsame, meist ellipsoïdische Hülle umschließt. Dann werfen beide Zellen innerhalb der Gallerthülle ihre alten Schalen ab und liegen nun als nackte Zellen neben einander. (In anderen Fällen beginnt die Gallertbildung auch erst nach Abwerfung der Schalen.) Innerhalb der Gallerthülle liegen die beiden nackten d. h. hautlosen Zellen einander in einzelnen Fällen sehr genähert, in andern dagegen sind sie durch ziemlich dicke Gallertschichten getrennt, so dass nicht die geringste Berührung zwischen beiden stattfindet. Beide strecken sich alsdann in die Länge und wachsen parallel neben einander zu der normalen Größe der Auxosporen heran, an deren Außenfläche früher oder später eine Cellulosemembran, das Perizonium, sichtbar wird. Dann bildet jede Zelle ihre beiden Kieselschalen, und beginnt den gewöhnlichen Entwicklungsgang. So bei Frustulia saxonica, Cocconema Cistula u. a. — Ob und wie in diesem Falle eine Einwirkung der beiden Zellen auf einander, etwa durch Austausch gelöster Stoffe stattfindet, muss zweifelhaft bleiben, jedenfalls entzieht sich dieser Vorgang, wenn er überhaupt vorhanden ist, der direkten Beobachtung, er müsste dann, wie Schmitz betont, jedenfalls schon beim Aneinanderlegen der beiden Zellen stattfinden.

Einen vierten Modus zeigen nach den Beobachtungen von Pfitzer u. a. die Gattungen Himantidium, Surirella und Cymatopleura. Zwei Individuen wirken hier zur Bildung *einer* Auxospore zusammen. Die beiden Zellen, meist von gemeinsamer Gallerte umhüllt, werfen ihre alten Schalen ab und vereinigen sich alsdann zu einer einzigen nackten Plasmamasse, die zur Auxospore heranwächst. Die Auxospore kommt also in diesem Falle durch *Kopulation* zweier Gameten zu Stande, und ist deshalb als *Zygospore* zu bezeichnen.

Der fünfte Modus endlich besteht darin, dass zwei, paarweise von einer gemeinsamen Gallerthülle umgebene Zellen ihre alten Schalen abwerfen und sich dann der Quere nach in zwei nackte Tochterzellen theilen. Je zwei gegenüberliegende dieser vier Tochterzellen vereinigen sich dann zu einer einzelnen nackten Zelle die zur Auxospore heranwächst. So verhält sich nach Schmitz Epithemia Zebra. Auch hier findet somit eine Conjugation statt, die Auxosporen sind Zygosporen, die aber nicht wie die der später zu schildernden Conjugaten eine Ruheperiode durchmachen, sondern sofort sich weiter entwickeln.

Die Auxosporenbildung der Diatomeen ist also je nach den einzelnen Formen, ja innerhalb einer Gattung (Cocconeis) eine verschiedene. Es fragt sich, welchen der fünf Modi man als den ursprünglichen betrachten soll. Eine sichere Entscheidung darüber zu treffen ist natürlich, wenigstens bei unseren jetzigen Kenntnissen, nicht möglich. Die oben erwähnten Fälle von Apogamie bei andern Thallophyten lassen es aber meiner Ansicht nach auch hier als das Wahrscheinlichste erscheinen, die Formen von nicht sexueller

Auxosporenbildung als apogame Rückbildung aus der Zyposporenbildung abzuleiten. In dem einen Falle (dritter Typus) legen sich die Zellen noch an einander und entleeren ihren Inhalt in die gemeinsame Gallerthülle, im andern fällt auch dieser Vorgang fort, und jede Zelle bildet einzeln für sich eine Auxospore.

Außer den Auxosporen, die wie erwähnt keinen Ruhezustand durchmachen, besitzen manche Diatomeen auch noch Dauerzellen, die als »Craticularzustände« bezeichnet werden. Die Zellen bilden dabei eine doppelte Zellhaut, d. h. innerhalb der alten Schale zwei neue.

III. Die Schizophyten.

Diese Klasse umfasst zwei Abtheilungen, eine aus chlorophyllhaltigen Formen bestehende, deren grüner Farbstoff mit einem in Wasser löslichen blauen gemengt ist (die Cyanophyceen), und eine aus chlorophyllfreien Formen bestehende (die Schizomyceten). Die ersteren leben vorwiegend im Wasser oder doch an feuchten Orten, zuweilen als Pseudoparasiten; die nicht grünen sind zum Theil ächte Schmarotzer, oder sie bewohnen feuchte Oberflächen von organischen Körpern, oder sie finden sich in Flüssigkeiten, welche organische Stoffe gelöst enthalten, aus denen sie ihre Nahrung nehmen, und deren Zersetzung sie bewirken, indem sie Fäulniss oder Gährung veranlassen.

Der Bau der Schizophyten ist immer ein sehr einfacher und zumal bei den einfachsten sind die Zellen so klein, dass sie überhaupt nur bei starken Vergrößerungen gesehen werden; eine Sonderung von Haut und Inhalt ist bei den kleinsten oft kaum nachzuweisen, und wo dies möglich, da ist der Inhalt eine homogene, zuweilen mit kleinen Körnchen durchstreute Substanz; die Zellhaut hat die Neigung, in weiche Gallerte sich aufzulösen, in welcher die Zellen zerstreut oder geordnet liegen bleiben; zuweilen ist die Zellhaut nur gequollen und dann deutlich geschichtet. Ein Zellkern findet sich weder bei den Cyanophyceen noch bei den Schizomyceten.

Bei den einfachsten Formen leben die Zellen vereinzelt, die Theilhälften einer Mutterzelle wachsen zur Größe der letzteren heran, theilen sich wieder, zerfallen und leben vereinzelt für sich[1]. Bei den vollkommeneren bleiben die durch Theilung entstandenen Zellen vereinigt, und je nachdem das Wachsthum und die entsprechenden Zelltheilungen erfolgen, entstehen einfache Zellreihen, oft von geringster Dicke, oder dünne Lamellen, indem die Zellen vermöge ihrer Theilung in eine Fläche zu liegen kommen, oder es bilden sich klumpenartige Anhäufungen, indem Wachsthum und Theilungen der Zellen in allen Richtungen des Raumes erfolgen. Nur bei den höchst entwickelten kommt es zu einer bestimmten äußeren Form der vielzelligen Körper.

---

1) Aus dieser Eigenthümlichkeit ist die Bezeichnung der Gruppe von *σχιζω* ich spalte, und *φυτον*, das Gewächs abgeleitet.

Im Allgemeinen sind die Cyanophyceen größer, ihre Zellenstruktur besser ausgebildet als bei den Schizomyceten; es zeigt sich schon hier auf der niedrigsten Stufe des Pflanzenreichs, wie mit dem Mangel des Chlorophylls auch gewöhnlich eine Degradation der Struktur verbunden ist.

Gewöhnlich sind alle Zellen einer Schizophyten-Pflanze unter einander völlig gleichartig, nur bei den Cyanophyceen sind zwischen die übrigen gleichartigen Zellen eines Fadens einige größere und anders gefärbte als sogenannte Grenzzellen (Heterocysten) eingeschaltet.

In den meisten Fällen ist eine Basis und ein Scheitel, also irgend eine bestimmte Wachsthumsrichtung gar nicht vorhanden, nur bei den höchst entwickelten ist die Basis und der Scheitel zu unterscheiden, und tritt zugleich eine Art von Verzweigungen auf.

Wenn auch (abgesehen von einer Cyanophyceengattung, Merismopoedia, der sich vielleicht noch andere Chroococcaceen anschließen) Schwärmzellen im Sinne der höheren Thallophyten nicht entstehen, so sind doch viele Schizophyten mit Beweglichkeit ausgestattet, sie können hin und her schwimmen, oder die schraubig gewundenen Zellfäden drehen sich um ihre Axe, oder sie sind selbst im Stande sich hin und her zu krümmen, oder es treten andere Bewegungen ein.

Geschlechtsorgane besitzen die Schizophyten nicht. Sie vermehren sich einerseits, wie erwähnt, durch Zweitheilung bei den isolirten Zellen, andererseits dadurch, dass bei fadenbildenden Formen die Fäden in Stücke zerfallen, die sich bewegen und zu neuen Individuen heranwachsen. Außerdem besitzen die Cyanophyceen sowohl als die Schizomyceten Dauerzellen, die dadurch entstehen, dass einzelne Zellen in einen Ruhezustand übergehen, während dessen sie namentlich auch Austrockung ertragen können. Meist sind diese Dauerzellen durch eine derbere Membran und dichten protoplasmatischen Inhalt ausgezeichnet, so namentlich bei den Cyanophyceen, während die Strukturverhältnisse der Schizomycetendauersporen wegen ihrer Kleinheit nur sehr schwierig zu erkennen sind (vgl. unten).

Die Schizophyten bestehen also aus folgenden zwei Abtheilungen:

A. Cyanophyceen.

B. Schizomyceten.

A) Die Cyanophyceen[1]) (Phycochromaceen) sind blaugrün, spangrün und dergl. gefärbt, was durch ein Gemisch von ächtem Chlorophyll und Phycocyan hervorgebracht wird, das letztere diffundirt aus todten oder zerrissenen Zellen hervor und erzeugt so z. B. die blauen Höfe auf dem Papier, auf welchem man Oscillarien eintrocknen

---

1) Naegeli, Einzellige Algen, Zürich 1849. — Fischer, Beiträge zur Kenntniss der Nostocaceen (Bern 1853). — De Bary, Beitrag zur Kenntniss der Nostocaceen, insbesondere der Rivularien (Flora 1863). — Bornet et Thuret, Notes algologiques Fasc. I & II, Paris 1876 u. 1880. — Janczewski, observ. sur la reprod. de quelques Nostochacées (Ann. d. scienc. nat. 5. sér. T. XIX). — Borzi, Note alla morfologia e biologia delle alghe Ficocromacee (Nuovo giorn. bot. Italiano. Vol. X u. XI).

lässt. Das Phycocyan giebt aus zerriebenen Pflanzen mit kaltem Wasser extrahirt eine im durchfallenden Lichte schön blaue, im reflektirten blutrothe Lösung[1]). Werden die zerriebenen Pflanzen nach der Extraktion des Farbstoffs mit starkem Alkohol ausgezogen, so gewinnt man eine grüne Lösung, welche ächtes Chlorophyll, und wahrscheinlich einen besondern Farbstoff Phycoxanthin[2]) enthält. Die Zellen der Cyanophyceen besitzen nach Schmitz[3]) keinen Zellkern, es sind aber Körnchen im Plasma vertheilt, die wahrscheinlich aus Kernsubstanz (Nuclein) bestehen. — Die Fortpflanzung geschieht auf durchaus ungeschlechtlichen Wege, durch Dauerzellen: einzelne plasmareiche Zellen, die sich mit einer derberen Membran umgeben und eine Ruheperiode durchzumachen befähigt sind, und bei den Formen, welche Zellfäden bilden, den Nostocaceen etc. durch Hormogonien, bewegliche Fadenstücke, die sich isoliren, und wenn sie zur Ruhe gekommen sind, zu neuen Individuen heranwachsen. Außerdem habe ich bei Merismopoedia Schwärmsporenbildung beobachtet.

Die Cyanophyceen zerfallen in zwei Abtheilungen, von denen bei der einen, der der Chroococcaceen, die Zellen einzeln oder zu Scheiben, kleinen Paketen etc. angeordnet in einer durch Quellung der Membranen entstandenen Gallerthülle liegen, während sie bei der zweiten, der der Nostocaceen, zu Zellfäden vereinigt sind.

1) Die Chroococcaceen leben als vereinzelte rundliche Zellen oder in rundlichen Familien, deren Zellen entweder in formlosen Schleim oder in die gequollenen Häute ihrer Mutterzellen eingelagert sind; sie finden sich an feuchten Orten als gallertartige Überzüge. — Man unterscheidet mehrere Gattungen mit zahlreichen Arten, z. B. Chroococcus nach allen Richtungen des Raumes sich theilend, Gloeocapsa ebenso mit geschichteter Gallerte. Gloeothece ebenso, aber nur in einer Richtung sich theilend; Merismopoedia: die übers Kreuz sich theilenden Zellen in einer Fläche gelagert.

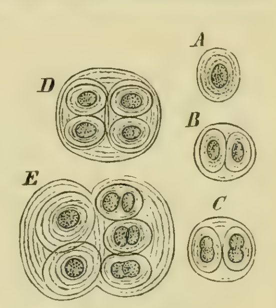


Fig. 11. Gloeocapsa.

2) Die Nostocaceen. Als typisches Beispiel für diese Abtheilung möge zunächst die Gattung Nostoc selbst betrachtet werden. Sie bildet Schleimklumpen oder krause Gallerthäute, welche im Wasser schwimmen oder lose auf feuchter Erde oder zwischen Moosen liegen; in der Gallerte sind schlangenartig gewundene Zellreihen vorhanden, die aus runden Zellen bestehen, daher perlschnurähnlich sind, in größeren Zwischenräumen liegen einzelne größere sogenannte Grenzzellen (Heterocysten) die einer weiteren Entwicklung nicht mehr fähig sind und einen anders gefärbten, wässrigen Inhalt besitzen. Die Zellenschnüre verlängern sich durch Wachsthum und Quer-Theilungen der einzelnen Zellen, wobei ihre Windungen in der Gallerte, die sie ausscheiden, immer zunehmen. Neue Kolonien werden nach Thuret folgendermaßen gebildet: die Gallerte der alten wird in Wasser erweicht, die zwischen den Grenzzellen gelegenen Fadenstücke kriechen aus der Gallerte hervor und strecken sich gerade, während die Grenzzellen in der Gallerte liegen bleiben; ins Wasser ausgetreten machen diese Fadenstücke (Hormogonien genannt) Bewegungen wie die Oscillatorien, und wahrscheinlich wird auch ihr Austritt durch solche bewirkt, während die Verflüssigung der Gallerte denselben ermöglicht. Die Bewegung dieser

---

1) Cohn, im Archiv f. mikrosk. Anatomie v. Schulze III, p. 12, u. Askenasy, Bot. Zeit. 1867, Nr. 29.

2) Millardet u. Kraus in comptes rendus LXVI, p. 505.

3) Unters. über die Struktur des Protoplasmas und der Zellkerne der Pflanzenzellen. Sitzungsber. der niederrh. Gesellsch. 13. Juli 1880.

Hormogonien dauert ziemlich lange (bis 1 Stunde[1])). Zur Ruhe gekommen strecken sie sich gerade und umgeben sich mit einer Gallerthülle. Die rundlichen Gliederzellen der Fadenstücke wachsen nun quer, d. h. senkrecht zur Fadenaxe und theilen sich durch in der Richtung derselben gelegene Längswände, die einzelnen so entstandenen kurzen Fadenglieder bleiben aber immer an ihren Enden mit einander im Zusammenhang und bilden so den Anfang zu einem einzigen gewundenen Nostocfaden. Einzelne anscheinend regellos liegende Fäden desselben werden zu Heterocysten. — Zum Zwecke der Sporenbildung umgeben sich einzelne Zellen — oft die sämmtlichen eines Fadenstückes — mit einer derben Membran, erhalten einen dichten gelblichgrün gefärbten Plasmainhalt und werden größer. Bei der Keimung entsteht aus jeder Spore ein neuer Nostocfaden, der sich bald mit einer Schleimhülle umgiebt, das Exospor wird gesprengt. In einzelnen Fällen (Nostoc Linckia) kann der Keimling statt, wie gewöhnlich direkt zum Nostocfaden, auch unter Änderung seiner Farbe in gelb zur Hormogonie werden, welche zur Ruhe gekommen dann wieder die gewöhnliche blau-grüne Farbe annimmt und zur Nostockolonie wird.

Unterabtheilungen der Nostocaceen sind neben der eben beschriebenen Gattung Nostoc selbst:

a) die Oscillarien sind steife Fäden von verschiedener Dicke, oft äußerst dünn, durch sehr feine Querwände in scheibenartige Glieder getheilt, der ganze Faden also cylindrisch. Die Zellen sind alle gleichartig, Heterocysten finden sich nicht. Die Fäden sind nicht gerade, sondern in Form einer sehr steilen Schraubenlinie etwas gewunden, sie drehen sich um ihre Axe und verfilzen sich, wenn sie in größerer Menge beisammenwachsen (im Wasser oder auf nasser Erde) zu Ballen oder Häuten von schwarzgrüner Farbe; ein Klumpen in Wasser, oder auf neues Papier gelegt, nimmt in Folge dieser Bewegungen wie Naegeli gezeigt hat, eine strahlenartige Anordnung seiner Fäden an.

b) Die Scytonemeen bilden verzweigte, in dicke Gallerthüllen eingeschlossene Fäden, die wenigstens an älteren Stellen auch aus mehreren Zellreihen bestehen. Heterocysten finden sich hier, Hormogonien und Sporen sind bekannt. Hierher gehören Scytonema, Sirosiphon u. a. Die Art der Verzweigung ist eine eigenthümliche: eine beliebige Zelle schiebt sich an der über ihr stehenden vorbei und wächst zu einem Aste aus.

c) Eine besondere Abtheilung der Nostocaceen bilden diejenigen Formen, deren Fäden in ein Haar auslaufen; die Zellen gegen das Fadenende hin werden schmäler, und verlieren ihren Plasmainhalt. Die Heterocysten sind an dem dem Haare entgegengesetzten Fadenende gelegen, so dass der von oben nach unten dünnerwerdende Faden die Form einer Reitpeitsche mit Knopf (Heterocyste) erhält. Die Verzweigung ist eine ähnliche wie bei Scytonema. Hierher gehören neben marinen Formen namentlich die Rivu-

---

1) Derartige bewegliche Nostocfäden sah Janczewski in die jungen Spaltöffnungen der Thallusunterseite von Anthoceros laevis eindringen, wo sie sich zu rundlichen Knäueln weiter entwickeln. Solche Nostockolonien sind in Höhlungen und im Gewebe einiger Lebermoose seit langer Zeit bekannt (bei Blasia und Anthoceros), aber meist für endogene Brutknospen derselben gehalten worden, bis Janczewski ihre wahre Bedeutung nachwies. Auch in den porösen großen Zellen der Sphagnumblätter siedelt sich Nostoc an. Auf andere Weise wird das Eindringen von Nostoc in das Stammparenchym einer dicotylen Pflanze, der Gunnera nach Reinke, vermittelt; die selbst von Parenchymschichten bedeckten tiefer liegenden Parenchymzellen des Stammumfanges sind mit den Algenkolonien dicht erfüllt. (Botan. Zeitung 1872, p. 59 u. p. 74). Eine Anabaena findet sich regelmäßig in den Höhlungen der Blätter von Azolla (Salviniaceen) und zwar schon von den ersten Stadien der Keimpflanzen an, da den Makrosporen Anabaenafäden anhaften, und sobald der Embryo sich entwickelt, in die Blätter desselben eindringen (nach Berggren).

larieen. Sie bilden grünlich braune, weiche Gallertklumpen, welche in kalkhaltigen Gewässern frei schwimmend oder angewachsen vorkommen. Im ersten Falle sind sie kugelig, im zweiten halbkugelig, die kleinsten etwa $1/2$ mm, die größten nussgroß. In der Gallerte liegen zahlreiche, radial geordnete Fäden, die aus rundlichen, perlschnurartigen geordneten Zellen bestehen. Der Faden verlängert sich unter Quertheilung seiner Glieder. Zur Spore wird die unmittelbar über der basilaren Heterocyste liegende Zelle, indem sie sich verdickt, beträchtlich in die Länge wächst, und während ihr Inhalt sich verdichtet, sich mit einer festen Membran umgiebt. Indem die ganze Kolonie zerstört wird, bleiben nur die Sporen übrig. Später keimen sie, indem sie sich in 4—12 kürzere Cylinderstücke theilen, deren jedes sich wiederholt theilt, bis über 100 Zellen entstanden sind, die sich abrunden, so dass der Faden perlschnurartig wird. Bei dieser Verlängerung zerreißt die Hülle der Spore, das obere Ende des Fadens tritt heraus, auch das untere Stück kriecht später aus der Scheide hervor. Die Endzellen spitzen sich zu, dann zerfällt der ganze Faden in mehrere Stücke, die sich dicht an einander hinschieben, bis sie ein Bündel oder Büschel bilden. Jedes Fadenstück verlängert sich nun an dem einen Ende zu einem gegliederten Haar, während die Zelle am andern Ende zur Heterocyste wird. Dies aus einer Keimzelle hervorgegangene Büschel stellt nun wieder einen jungen Rivularienstock dar, dessen Fäden bereits von Gallerte, die durch Quellung der Fadenmembran entstand, umgeben sind. Die Vermehrung der Fäden eines heranwachsenden Stockes geschieht durch »scheinbare« Verzweigung (wie bei Scytonema), d. h. eine der untern Zellen bildet sich zu einer neuen Heterocyste aus, das zwischen ihr und der alten Basilarzelle liegende Fadenstück ergänzt sich zu einem Peitschenfaden, der sich neben dem Mutterfaden hinschiebt.

B) Die Schizomyceten oder Spaltpilze[1]), auch Bakterien genannt, schließen sich bezüglich ihrer morphologischen Eigenschaften eng an die Cyanophyceen an. Sie unterscheiden sich von denselben aber durch den völligen Mangel an Chlorophyll, wodurch sie auf Aufnahme organischer Nährstoffe angewiesen sind. — Die Spaltpilze sind Organismen, die vielfach an den Grenzen der Sichtbarkeit stehen. Sie bestehen aus kurzen Zellen, deren Durchmesser $1/500$ mm zuweilen erreicht, meist aber erheblich kleiner bleibt. Sie können deshalb mit anorganischen Körnchen leicht verwechselt werden, so dass man in manchen Fällen genöthigt ist, die organische Natur auf Umwegen festzustellen; speciell dient als charakteristisches Merkmal für die Spaltpilze, dass sie im Stande sind, sich zu theilen und aktive Bewegungserscheinungen zeigen, die von der sogenannten Molekularbewegung kleiner Körperchen abweicht. — Sie leben isolirt oder in kleineren oder größeren Schwärmen, oft sind sie auch zu Fäden oder Familien vereinigt. Manche Formen sind immer unbeweglich, andere zeigen eine mehr oder minder lebhafte spontane Beweglichkeit, die häufig durch Cilien, die am Ende des Stäbchens (gewöhnlich in Einzahl) stehen, vermittelt wird, während bei andern, fädigen Formen die Bewegungserscheinungen mit denen der Oscillarien übereinstimmen. Auch die beweglichen Formen besitzen aber meist gewisse Stadien, wo sie unbeweglich sind. Gewöhnlich wird dann von den zahllos beisammenliegenden Zellen eine Schleim- oder Gallertmasse ausgeschieden, die entweder scharf umgrenzte oder unregelmäßige Formen darstellt; solche, oft massig auftretende Gallertkolonien werden als Zoogloeaformen bezeichnet.

Die Spaltpilze bewirken die eigentliche Fäulniss und Gährungserscheinungen (im weiteren Sinne). Sie verwandeln z. B. den Zucker der Milch in Milchsäure, so dass die

---

2) Cohn, Unters. über Bakterien, in dessen Beitr. zur Biologie der Pflanzen. Bd. 1 u. 2. — Brefeld, Untersuchungen über die Schimmelpilze, IV. Heft (Bacillus subtilis). — Naegeli, die niedern Pilze in ihren Beziehungen zu den Infektionskrankheiten. München 1877. — Zopf, über den genetischen Zusammenhang von Spaltpilzformen, Monatsber. der Berl. Akad. 1881, p. 277 ff.

Milch »sauer« wird, später wird dann ebenfalls durch Spaltpilze die Milchsäure weiter in Buttersäure verwandelt etc., eine Spaltpilzform ist ferner der Erreger der ammoniakalischen Gährung des Harnes. Außerdem besitzen die Spaltpilze die Fähigkeit, als Krankheitserreger in lebenden Organismen aufzutreten, und wenigstens bei einigen Krankheitsformen (z. B. Milzbrand) ist es gelungen, Spaltpilze mit Sicherheit als die Ursachen derselben zu erkennen, während für viele andere Infektionskrankheiten die Zurückführung derselben auf Spaltpilze wenigstens sehr wahrscheinlich ist. — Einige Formen fallen dadurch auf, dass sie im Stande sind Pigmente zu bilden. So z. B. Mikrococcus prodigiosus, der auf stärkemehl- oder eiweißhaltigen Substraten z. B. Brot, Kartoffeln, Kleister etc. Anfangs kleine rothe Pünktchen bildet, die sich vergrößern und zu lebhaften rothen Flecken werden. Diese bestehen aus rothgefärbten Schleimmassen, in welche zahllose farblose Mikrococcuszellen eingebettet sind.

Die Spaltpilze treten, wie schon aus dem Obigen hervorgeht, in großer Formmannigkeit auf. Die einzelnen Formen sind besonders von Cohn unterschieden und als Gattungen benannt worden; wir können der Hauptsache nach unterscheiden: kuglige, stäbchenförmige, fadenförmige und schraubige Spaltpilze.

1) Zu den ersteren gehört die Gattung Mikrococcus, sie besteht aus rundlichen, kleinen nur nach einer Richtung sich theilenden und dann auseinanderfallenden oder rosenkranzförmig zusammenhängenden Zellen. Die Zellen von Sarcina, die im Magen des Menschen lebt, dagegen theilen sich durch übers Kreuz gestellte Wände (nach den drei Richtungen des Raumes), sie bleiben zu kleinen Paketen mit einander vereinigt. 2) Unter den stäbchenförmigen Spaltpilzen stimmt Bakterium ganz mit Mikrococcus überein, nur dass die Zellen nicht kugelig, sondern elliptisch oder kurz cylindrisch sind. 3) Bei den zu Fäden verbundenen Formen sind zunächst solche zu unterscheiden, die gerade Fäden bilden. Sind diese dünn, kurz und stäbchenförmig so nennt man sie Bacillus, sind sie dünn und lang Leptothrix, stark und lang Beggiatoa, sind die relativ stattlichen Fäden mit einer Gallertscheide umgeben Crenothrix. Andere Fäden sind verzweigt, diese heißen Cladothrix, die Verzweigung erfolgt ganz ähnlich wie bei den Cyanophyceen. Starre, kurze mit wenig Windungen versehene Fäden heißen Spirillum, Spirochaete besitzt sehr dünne, nicht starre Fäden mit zahlreichen Windungen. Innerhalb dieser Gattungen, zu denen noch einige, weniger charakteristische kommen, werden dann noch zahlreiche Arten, namentlich nach den physiologischen Wirkungen, unterschieden.

Zweierlei Ansichten machen sich nun bezüglich der Selbstständigkeit der oben kurz charakterisirten Formen geltend. Cohn hält Mikrococcus, Bakterium, Bacillus u. s. w. für distinkte Gattungen, deren einzelnen Arten eine bestimmte physiologische Thätigkeit zukommt. Naegeli dagegen ist der Ansicht, dass es nur einige wenige Arten gebe, deren jede einen bestimmten aber ziemlich weiten Formenkreis durchläuft, wobei verschiedene Arten in analogen Formen und in gleicher Wirkungsweite auftreten können, also ein und dieselbe Art, je nach ihrem Entwicklungsstadium als Mikrococcus-, Bacillus-, Bakterium-, Spirillum-, Cladothrixform auftreten kann. Diese Anschauung findet eine Stütze schon in Beobachtungen Cienkowski's, der ein Zerfallen von fädigen Formen, wie Cladothrix und Leptothrix, in kleine Theilglieder beobachtete, welche dann die Form besitzen, welche der Gattung Bakterium zukommt. Noch gewichtiger sind Angaben, die Zopf neuerdings publicirt hat[1]. Er beobachtete, dass der Entwicklungskreis der Gattungen Cladothrix, Beggiatoa und Leptothrix in der That ein solcher ist, wie er nach den Naegeli'schen Anschauungen zu erwarten war. Einige Beispiele mögen dies erläutern.

---

1) Zopf über den genetischen Zusammenhang von Spaltpilzformen der Akad. in Berlin, 10. März 1881. Ob der von Zopf angegebene Entwicklungsgang allgemeine Giltigkeit, auch für die andern Formen besitzt, bleibt abzuwarten.

Beggiatoa alba ist eine sehr häufige Spaltpilzform, sie besteht aus langen, in Gallerte eingebetteten Fäden, die meist in Schwefelthermen leben, wo sie die im Wasser aufgelösten Schwefelverbindungen zersetzen und Schwefelwasserstoff abscheiden. Diese Fäden gliedern sich in Längstäbchen, die weiter sich theilend in Kurzstäbchen übergehen, die in Folge weiterer Quertheilungen zu Mikrococcen werden, welche schwärmen und Zoogloeenstöcke bilden. Die Verlängerung der Mikrococcen führt zur Bildung von Stäbchen, welche gerade (Bakterium) oder gekrümmt (Spirillum) sind und gleichfalls in den Schwärmzustand einzutreten vermögen. Zur Ruhe gekommen wachsen sie zu Leptothrixartigen Fäden aus, die sich zu starren Spiralen krümmen können. — Auch Cladothrix besitzt einen Mikrococcenzustand, aus dem sich kürzere oder längere Stäbchen entwickeln, die entweder in den Schwärmzustand übergehen oder unmittelbar zu Leptothrixartigen Fäden auswachsen. Indem die Fäden sich ähnlich wie die Cyanophyceen verzweigen entsteht wieder Cladothrix. Die Fäden bestehen aus längeren Stäbchen, die durch Quertheilung in Kurzstäbchen und schließlich in Mikrococcen zerfallen. Unter Umständen können aber die Cladothrixzustände sowohl als die Leptothrixformen die Gestalt von schwärmenden Spiralen annehmen, und zwar erscheinen die Spiralzweige bald als Spirillum, bald als Vibrio, bald als Spirochaete. Die schraubig gedrehten Fäden zerfallen in Tochterschrauben, die mittelst Geiseln schwärmen und sich ihrerseits weiter theilen können. Aus den Mikrococcen entwickeln sich unter Umständen baumförmig verzweigte Zoogloeen.

Den Entwicklungsgang der Spaltpilze, so weit er bekannt ist, mag Bacillus subtilis[1]), die am eingehendsten untersuchte Form, illustriren. Sie gehört zu den häufigsten Spaltpilzen und lebt in der Natur auf flüssigen und halbflüssigen Substraten. Die Keime verbreiten sich, wie bei allen Spaltpilzen, nach dem Eintrocknen des Substrates, sie gelangen in die Luft und werden durch Strömungen derselben weiter geführt. Im vegetativen Zustand hat der Pilz die Form kleiner Stäbchen, die etwa zweimal so lang als breit sind, sie vermehren sich durch Zweitheilung und trennen sich entweder bald oder hängen in Form kleiner Fäden zusammen. Jedes Stäbchen kann während seiner Vegetation in den Schwärmzustand übergehen, es zeigt sich dann an jedem Ende desselben eine feine Cilie, auch einzelne Fäden können den Schwärmzustand annehmen. Sobald das Nährsubstrat erschöpft ist, hört Wachsthum und Theilung auf, und es beginnt eine Fruktification. In jedem Stäbchen bildet sich nämlich eine Spore. Es erscheinen hellere Punkte in der Mitte des Stäbchens, oder gegen dessen Ende hin, die auf eine dichtere Ansammlung des Plasmas an dieser Stelle hindeuten. Der gesammte Inhalt des Stäbchens zieht sich nun allmählich auf diese Stelle zurück und formt sich zu einer ovalen oder oblong cylindrischen stark lichtbrechenden Masse, welche nach außen hin sich mit einer Membran umhüllt und so zur Spore wird. Nachdem sich die Spore gebildet hat, tritt an der betreffenden Stelle des Stäbchens eine leichte Anschwellung auf. Die übrigen Theile des Stäbchens vergehen dann später. Bei der Keimung erblasst die Spore zunächst und vergrößert sich. Dann tritt seitlich und genau in der Mitte der länglichen Spore eine Ausstülpung (der Keimschlauch) hervor, die rasch in die Länge wächst und sich bald durch Querwände in Tochterstäbchen spaltet.

Die Sporen sind so klein, dass man ihre Natur als pflanzliche Gebilde äußerlich nicht erkennen kann. Sie sind unmittelbar keimfähig, brauchen also keinen Ruhezustand durchzumachen. Andrerseits aber sind sie, wie Brefeld gezeigt hat, gegen äußere Agentien äußerst widerstandsfähig. Sie werden durch Kochen nur getödtet, wenn dies 2 Stunden lang fortgesetzt wird, kürzeres Kochen ($^1/_4$ Stunde) regt sie nur zu reicherer Keimung an. Auch gegen Gifte sind sie sehr unempfindlich, dagegen wird ihre Entwicklung durch Zusatz von Säuren, namentlich Mineralsäuren, gehemmt. Sporenbildung ist außerdem noch bei einer Anzahl anderer Spaltpilze (z. B. Bacillus Amylobacter, Vibrio

1) Vgl. Brefeld, Unters. über die Schimmelpilze Heft IV.

Rugula, Bacillus allna)[1]) nachgewiesen und wohl eine ganz allgemeine Erscheinung. Bei der Sporenbildung zeigen sich kleine Differenzen von der für Bacillus subtilis beschriebenen.

IV. Die Algen[2]).

Unter Algen verstehen wir nach Abtrennung der Cyanophyceen und Diatomeen die sämmtlichen andern Chlorophyll- (das bei zwei hierhergehörigen Gruppen verdeckt wird durch einen andern Farbstoff) -führenden Thallophyten. Sie werden als Gruppe vereinigt nicht wegen des angegebenen physiologischen Merkmales, sondern weil der Entwicklungsgang sämmtlicher hierher gehörigen Formen, so mannigfaltig er auch ist, doch im Grunde überall derselbe ist, indem die extremen Formen durch Mittelglieder verknüpft werden. Nicht weniger mannigfaltig als die Art und Weise der geschlechtlichen Fortpflanzung ist auch die vegetative Gliederung des Thallus; in jeder der drei Unterabtheilungen, die wir hier zu unterscheiden haben, finden sich Formen mit äußert einfachen, andere mit mehr oder weniger complicirten Vegetationskörpern. Die drei Unterabtheilungen sind die Chlorophyceen oder Grüntange die Phaeophyceen oder Brauntange, die Rhodophyceen = Rothtange oder Florideen. Auch hier ist das in den Namen gelegte äußere Merkmal dieser Gruppen, die Färbung des Inhalts, nicht das bestimmende Moment für die Eintheilung, sondern die Thatsache, dass wir in jeder dieser Gruppen eine Anzahl von Formen vor uns haben, deren Entwicklungsgang, wenngleich bei den verschiedenen Unterabtheilungen nicht ganz gleichartig, doch in der Hauptsache ein übereinstimmender ist.

Sämmtliche drei Gruppen besitzen Chlorophyllkörper, allein nur bei den Chlorophyceen tritt die grüne Farbe rein hervor, bei den Phaeophyceen ist sie verdeckt durch ein braunes, bei den Florideen durch ein rothes Pigment.

1) die Rhodophyceen zeichnen sich dadurch aus, dass ihre männlichen Befruchtungsorgane kleine, nur passiv bewegliche Zellchen sind (Spermatien); das weibliche Organ, das Prokarp, (vgl. p. 8) besteht aus einem aufnehmenden Theil, dem Trichogyn, mit dem das Spermatium verschmilzt, und aus einem karpogenen Theile, der in Folge der Befruchtung zu einem Vegetationsprozess angeregt wird, der zur Bildung der »Karposporen« führt, dem Karpogon. Auch die ungeschlechtlichen Fortpflanzungsorgane, meist durch Viertheilung einer Mutterzelle entstanden (Tetrasporen), sind unbeweglich, nicht mit Cilien versehen. Es sind die Florideen meist Meeresbewohner. Die beiden andern Abtheilungen sind meist im Besitz von

---

1) Prazmowski, zur Entwicklungsgeschichte und Fermentwirkung einiger Bakterienarten. Bot. Zeit. 1879. p. 409.

2) Eine zusammenfassende Bearbeitung dieser Gruppe hat neuerdings Falkenberg gegeben. (Handbuch der Botanik, herausgeg. von Schenk, II. Bd.)

Schwärmsporen, auch die männlichen und weiblichen Sexualelemente (Gameten) treten im einfachsten Falle in Form von solchen auf, bei den höheren Formen ist wenigstens der männliche Gamet, das Spermatozoïd, ein schwärmender Plasmakörper.

2) Die Phaeophyceen zeichnen sich dadurch aus, dass an sämmtlichen Schwärmzellen die zwei Cilien seitlich an der Basis des Schnabels inserirt sind. Hierher gehören nur Meeresalgen.

3) Die Chlorophyceen besitzen Schwärmsporen, die bei den einen zwei, aber an der Spitze des Schnabels inserirt, bei andern vier Cilien oder einen Kranz von solchen am farblosen Vorderende besitzen, oder endlich auf ihrer ganzen Oberfläche mit solchen besetzt sind (Vaucheria). Es finden sich hier sowohl Süßwasser- als Meeresbewohner.

A. Chlorophyceen.

Innerhalb der Chlorophyceen lassen sich wieder eine Anzahl besonderer Reihen unterscheiden, die aber unter sich vielfache Anknüpfungspunkte besitzen, nämlich die Confervoïdeen, mit zwei Seitenreihen, den Conjugaten und den Characeen, die Protococcaceen, Volvocineen und die Siphoneen, Unterabtheilungen, die wesentlich nach dem Bau des Thallus abgegrenzt sind. Was den Befruchtungsvorgang betrifft, so steigert sich derselbe innerhalb jeder der genannten Reihen von isogamer (d. h. von zwei gleich gestalteten Gameten) zu oogamer Gametenverschmelzung; am wenigsten scharf tritt die oogame Befruchtung bei den Protococcaceen hervor, wo (bei Phyllobium) ein kleiner männlicher Schwärmer mit einem größeren weiblichen (dem Ei) verschmilzt. Im Übrigen sollen die einzelnen Abtheilungen für sich charakterisirt werden. Die grüne Farbe der Chlorophyceen verändert sich oft bei Zellen derselben, welche einen Ruhezustand durchmachen, so namentlich Zygo- und Oosporen, dieselben nehmen dann eine rothe Färbung an. Der rothe Farbstoff stellt eine Modifikation des Chlorophylls und zwar nach Rostafinski ein Reduktionsprodukt desselben vor, welches der genannte Autor als Chlororufin bezeichnet[1]).

Zellstruktur und Lebensweise der Chlorophyceen sind sehr mannigfaltig, doch erreicht der Aufbau des Thallus hier nie eine so hohe Stufe wie bei den Phaeophyceen. Zahlreiche Formen sind einzellig, andere bestehen aus Zellfäden oder Zellflächen, die Siphoneen aber aus nicht durch Querwände gegliederten, zuweilen sehr große Dimensionen erreichenden Schläuchen, deren Plasmakörper zahlreiche Zellkerne besitzt. — Die meisten hierher gehörigen Algen sind Wasserbewohner, nur wenige finden sich an nur zeitweise von Wasser benetzten Lokalitäten wie Chroolepus (ausgezeichnet dadurch, dass auch die vegetativen Zellen vielfach die erwähnte

1) Rostafinski, über den rothen Farbstoff einiger Chlorophyceen, etc. Bot. Zeit. 1881. p. 461.

rothe Farbe annehmen) auf Baumrinden und Steinen. Eine Anzahl von Chlorophyceen lebt in Hohlräumen höherer Gewächse, eine Lebensweise, die, weil es sich bei ihr vorzugsweise um das Aufsuchen eines geschützten Raumes handelt, mit Klebs als Raumparasitismus bezeichnet werden kann. So dringen die Zoosporen von Chlorochytrium in das Gewebe von Lemnaarten ein, indem sie durch einen Fortsatz die Wände zweier aneinanderstehender Epidermiszellen aus einander drängen und dann zu einer im Lemnagewebe liegenden grünen Kugel werden; andere Protococcaceen leben im Blattgewebe verschiedener dikotyler Wasserpflanzen, auch von Fadenalgen ist eine ähnliche Lebensweise bekannt: eine Siphonee, Phyllosiphon Arisari[1]) lebt in den Intercellularräumen des Blattes von Arisarum vulgare, und zwar entzieht sie den Blattzellen jedenfalls Nahrungsstoffe; denn in den Zellen welche an von Phyllosiphonschläuchen erfüllte Intercellularräume angrenzen, wird das Chlorophyll zerstört, und es bleibt in denselben schließlich nur noch ein dünner Wandbelag von Protoplasma übrig (Just a. a. O.). Hier liegt also ein Fall nicht nur von Raumparasitismus sondern von wirklichem Parasitismus vor, wie er für chlorophyführende Organismen (Viscum, Thesium, Rhinanthaceenarten) ja auch sonst bekannt ist. — Die Blattzellen von Arisarum bleiben übrigens fast bis zur vollkommenen Abgabe ihrer Inhaltstoffe turgescent.

Systematische Eintheilung der Chlorophyceen:

1) Siphoneen (Coeloblasten): der Thallus besteht aus ungegliederen, freien oder mit einander verflochtenen Schläuchen, die oft eine hohe morphologische Ausbildung erhalten, bei Caulerpa z. B. Stamm-, Wurzel- und Blattähnliche Organe besitzen. Die geschlechtliche Fortpflanzung erfolgt entweder durch Kopulation gleichgestalteter, schwärmender Gameten (Acetabularia, Botrydium) oder durch Eibefruchtung (Vaucheria). Land-, Süßwasser- und Salzwasserformen.

2) Volvocineen. Einzellig oder eine mehrzellige Familie bildend, die Zellen sind dadurch ausgezeichnet, dass sie während ihres vegetativen Stadiums sich mittelst Cilien bewegen, auch die aus einer Mehrzahl (verschieden angeordneter Zellen) bestehenden Familien sind in Bewegung begriffen. Geschlechtliche Fortpflanzung isogam oder oogam.

3) Protococcaceen. Einzellige ruhende, einzeln oder zu Familien mit einander verbundene Algen. Geschlechtliche Fortpflanzung isogam (Hydrodictyon) oder oogam.

4) Confervoideen. Thallus aus gegliederten Zellfäden oder Zellflächen bestehend, als ungeschlechtliche Fortpflanzungsorgane finden sich hier überall Zoosporen, die entweder am Thallus selbst oder nur bei der Keimung der geschlechtlich erzeugten Sporen gebildet werden (Sphaeroplea). — Als Seitenreihen, bei denen keine Zoosporen auftreten, schließen sich hier an die Conjugaten und die Characeen.

1) Die Siphoneen[2]).

Die Siphoneen oder Coeloblasten bilden eine ziemlich umfangreiche Gruppe meist mariner Algen, die sich bei aller habituellen Differenz, die

---

1) Kuehn, über eine neue parasitische Alge, Phyllosiphon Arisari, Sitzungsber. der naturf. Ges. zu Halle, 1878; Just, Phyllosiphon Arisari, Bot. Zeit. 1882. Nr. 11 ff.

2) Naegeli, neuere Algensysteme, p. 58; ders. Caulerpa prolifera in Naegeli u. Schleiden, Zeitschr. für wiss. Bot. 1844, Heft 1.

ihre einzelnen Glieder zeigen, sich doch dadurch auszeichnet, dass in den Schläuchen, aus denen sie bestehen, normal keine Scheidewände auftreten, außer bei der Bildung von Fortpflanzungsorganen. Der oft sehr stattliche Vegetationskörper dieser Pflanzen ist also nicht in einzelne Zellen abgetheilt, sondern hat eine continuirliche Höhlung. Es werden diese Pflanzen aus dem erwähnten Grunde als nicht celluläre, ohne Zellfächerung wachsende von SACHS bezeichnet, andere betrachten sie aus derselben Ursache als einzellige Pflanzen. Zum Plasmabeleg sind immer zahlreiche kleine Zellkerne[1]) eingebettet, eine Eigenthümlichkeit, die übrigens keineswegs den Siphoneen allein unter den Algen zukommt. Die ungeschlechtliche Vermehrung geschieht bei den Arten, welche überhaupt eine solche besitzen, durch Schwärmsporen (z. B. Botrydium, einige Vaucheriaarten) bei andern durch bewegungslose Zellen (andere Vaucheriaarten), andere besitzen überhaupt keine ungeschlechtliche Vermehrung (Acetabularia, einige Vaucheriaarten etc.). Bei der merkwürdigen Gattung Caulerpa endlich ist bis jetzt weder geschlechtliche noch ungeschlechtliche Fortpflanzung bekannt, die Vermehrung geschieht durch Isolirung von Sprossen, die sich auf und an der alten Pflanze bilden.

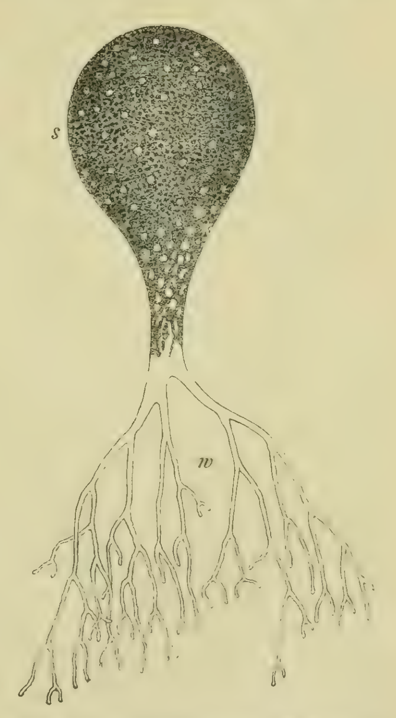


Fig. 12. Botrydium granulatum nach WORONIN, ein frei präparirtes Pflänzchen 30mal vergrößert; *w* Wurzelsystem.

Der einfachste Fall der Gliederung des Vegetationskörpers wird repräsentirt durch das auf feuchtem Schlamm, an Gräben etc. nicht seltene Botrydium. Das Pflänzchen besteht aus einem oberirdischen und einem unterirdischen Theil. Ersterer (s. Fig. 12) hat die Form einer grünen, 1—2 mm breiten Blase, die sich nach unten hin verschmälert und in den unregelmäßig dichotomisch verzweigten, im Boden steckenden Wurzeltheil übergeht. Einen solchen, nur weniger entwickelten Wurzeltheil besitzt auch die Gattung Vaucheria, deren oberirdischer grüner Thallus aber die Form langer (oft über 30 cm messender), verschiedenartig verzweigter Fäden hat, in deren Plasmawandbeleg zahlreiche kugelige Zellkerne eingebettet sind. Bei Bryopis tragen

1) SCHMITZ, über die Zellkerne der Thallophyten, niederrh. Gesellsch. 7. Juni 1880, p. 7 des Sep.-Abdr. — STRASBURGER, Zellbildung und Zelltheilung. 3. Aufl., p. 65.

die Hauptaxen fiederig gestellte Nebenaxen von begrenzter Wachsthumsfähigkeit. Die untersten derselben werden abgeworfen, nachdem ihr Lumen von dem der Hauptaxe durch Bildung eines Gallertpfropfes, wie er bei den Siphoneen nicht selten vorkommt, abgetrennt worden war. — Caulerpa dagegen besitzt eine ziemlich dicke kriechende Hauptaxe, die (bei der im Mittelmeer nicht seltenen C. prolifera) auf ihrer Bauchseite verzweigte Wurzeln, auf ihren Flanken Äste und auf ihrer Rückenseite breite, blattähnliche Gebilde trägt. Auch bei dieser, oft Meterlänge erreichenden Siphonee ist der Innenraum nicht durch Zellwände abgetheilt, sondern bildet ein continuirliche Höhlung. Dagegen durchsetzen Balken von Cellulose, die von einer Wand zur andern gespannt sind, dieselbe, sie dienen wohl zur Festigung des Thallus. Diese wird bei andern Formen dadurch erreicht, dass der ungemein lange, dünnwandige, vielfach verzweigte Schlauch, aus dem sie bestehen, durch dichte Verflechtung seiner Äste stattliche, scheinbar durch ächte Gewebebildung zu Stande gekommene Algenkörper bildet. So ist es bei Codium, Udotea und Halimeda, von denen die letztere als Beispiel dienen mag. Wie Fig. 13 *A* zeigt, erscheint diese Pflanze ihrem Habitus nach wie eine Opuntie aus verschiedenen, mit schmalerer Basis aneinandergereihten Gliedern bestehend, deren Außenfläche mehr oder weniger mit Kalk inkrustirt ist. Aus dem Längsschnitt Fig. 13 *B* geht aber hervor, dass der ganze Vegetationskörper auch hier gebildet wird durch e i n e n verästelten, querwandlosen Schlauch. Gegen die Peripherie hin sind die Äste besonders zusammengedrängt und bilden dadurch die compakte Außenschicht des Thallus. Bei Codium, das eine ähnliche Gewebebildung besitzt, schwellen die Schläuche an der Oberfläche an und bilden eine pallisadenförmige Schicht. Diese Schläuche sind von den inneren Fäden, aus denen sie entspringen, oft durch ein Diaphragma abgeschlossen: einen stark lichtbrechenden Pfropfen, der zuerst als solide, ringförmige Wandverdickung auftritt, die immer mehr nach innen fortschreitet, bis sie das Lumen schließt. Eine weitere Unterabtheilung der Siphoneen endlich zeichnet sich durch wirtelförmig gestellte Äste aus, die ihrerseits wieder doldenförmig verzweigt sind. So ist es bei Dasycladus und Acetabularia. Letztere gleicht äußerlich einem kleinen Hutpilze: auf einem dünnen, mit Kalk inkrustirten Stiele sitzt oben ein kleiner Schirm, der durch radiale, aber nicht ganz bis in die Mitte reichende Wände in eine große Anzahl einzelner Fäden abgetheilt ist. Die Entwicklung von Acetabularia ist durch de Bary's und Strasburger's Untersuchungen[1]) vollständig bekannt und mag hier zunächst als Beispiel für die Entwicklung einer Siphonee mit isogamer Befruchtung dienen.

Was die Vegetationsweise betrifft, so ist ein wichtiger, oben noch nicht erwähnter Theil der Pflanze das von de Bary aufgefundene Basalstück. Der Stiel trägt

1) De Bary und Strasburger, Acetabularia mediterranea. Bot. Ztg. 1877, p. 713 ff.

an seinem untern Ende knollenartige Klammerorgane, er setzt sich aber zwischen denselben fort in Form einer meist lappig verzweigten zartwandigen Blase. Acetabularia ist eine mehrjährige Pflanze; jeder schirmtragende Stiel aber ist nur von einjähriger Dauer. Am Ende der Vegetationsperiode stirbt der Schirm mitsammt dem oberen Theil des Stiels ab, und nur die untere Partie desselben bleibt stehen. Das Plasma aber zieht sich in das Basalstück, hauptsächlich die oben erwähnte Blase, zurück und grenzt sich nach oben durch eine Wand ab. In diesem Zustande überwintert die Pflanze. Beim Beginn der nächsten Vegetationsperiode wölbt sich die Querwand hervor und wächst zu einem, aus den alten Membranresten hervorwachsenden cylindrischen Schlauche an, der sich dann späterhin zum Schirmspross gestaltet. Dieser Vorgang wiederholt sich eine Reihe von Jahren hindurch, wahrscheinlich so lange, bis die Pflanze sich zu geschlechtlicher Fortpflanzung anschickt. Dies geschieht auf eigenthümliche Weise. In den einzelnen Fächern des Schirmes entsteht nämlich eine große Anzahl (durchschnittlich ca. 100 in jedem Fach, also beim Vorhandensein von 80 Kammern 8000) ellipsoidischer, dickwandiger Sporen. Ein kreisrundes Membranstück, welche die eine Endfläche bedeckt, springt mit seinem Rande etwas nach innen vor, wie ein Deckel, welcher in eine kreisrunde Öffnung etwas zu tief eingepasst ist, und dicht außen von dem Vorsprung geht ein zarter, ringförmiger Radialstreifen quer durch die ganze Dicke der Wand von der Innen- zur Außenfläche. Der dadurch kenntlich gemachte Membranabschnitt wird später als Deckel abgehoben. Es bilden sich nämlich in den Sporen zahlreiche Schwärmer, und zwar sind dieselben Gameten. Der Deckel der Spore wird abgehoben, und die Gameten treten ins Freie. Sie kopuliren aber nur dann, wenn zwei verschiedene Sporen sich gleichzeitig öffnen, es besteht also eine, wenn auch äußerlich nicht sichtbare Geschlehtsdifferenz zwischen den einzelnen Sporen resp. Sporangien. Der normale Vorgang ist der, dass nur zwei Schwärmer verschmelzen, nicht selten bilden sich aber auch größere Kopulationsknäuel. Die Zygospore umgiebt sich mit einer Membran und geht dann in den Ruhezustand ein. Bei der Keimung bildet sich zunächst ein keulenförmig werdender Schlauch, mit einem verschmälerten konischen und einem abgerundeten breiteren Ende. Letzteres ist das basale, ersteres die Spitze. Es wächst zu einem Schlauche aus, der aber zunächst noch keinen Schirm bildet. Der Bildung desselben geht später jedesmal die Produktion von einigen Wirteln verzweigter Strahlen voraus.

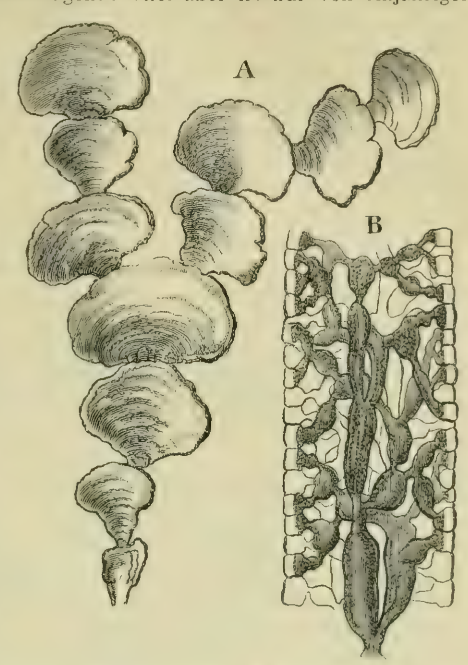


Fig. 13. Halimeda Opuntia; *A* Habitusbild (nat. Größe) eines Thallus (ohne den aus einem Fadengeflechte bestehenden Basaltheil), er besteht aus einzelnen, nur bei einer Opuntie aus einander hervorsprossenden Gliedern. *B* Theil eines Längsschnittes, der Thallus besteht aus den Verzweigungen eines Schlauches.

Die Entwicklung von Botrydium [1]) stimmt insofern mit der von Acetabularia überein, als auch hier innerhalb der Mutterpflanzen »Sporen« entstehen, aus denen schwär-

1) Rostafinski und Woronin, über Botrydium granulatum, Bot. Zeit. 1877, p. 649.

mende Gameten hervorgehen. Außerdem besitzt Botrydium auch noch ungeschlechtliche Vermehrung in merkwürdig mannigfaltiger Weise. Fast in jedem Zustand haben die Pflänzchen die Fähigkeit zu Zoosporangien zu werden, sie erzeugen Schwärmsporen, die sich von den Gameten dadurch unterscheiden, dass sie nur eine Cilie besitzen. Sind die Pflänzchen der Gefahr der Austrocknung ausgesetzt, so wandert der gesammte Plasmainhalt in das Wurzelsystem und fraktionirt sich hier in eine Anzahl von durch Zellwände von einander abgegrenzter Portionen. Jede der so entstehenden Zellen kann sich nun entweder als Zoosporangium verhalten, oder schlauchförmig auskeimend zu einem neuen Botrydiumpflänzchen heranwachsen etc., ein Verhalten, das hier im Einzelnen nicht näher geschildert werden kann.

Auch bei Dasycladus[1]) ist isogame Befruchtung nachgewiesen. Die Gameten entstehen hier in Sporangien, die an Stelle eines der terminalen Strahlen der wirtelig gestellten ihrerseits wieder verzweigten Äste stehen. Es kopuliren nach den Angaben Berthold's nur solche Gameten, die verschiedenen Pflanzen entstammen, so dass also in den letzteren selbst schon, resp. in sämmtlichen Sporangien einer Pflanze in gleichartiger Weise eine Geschlechtsdifferenz ausgeprägt zu sein scheint. — Zweierlei Schwärmsporen, kleine gelbliche und größere grüne, sind für Bryopsis und Codium bekannt, ein Geschlechtsakt hat aber bis jetzt noch nicht nachgewiesen werden können; sollte sich die Vermuthung bestätigen, dass die kleineren Schwärmer männlich, die größeren weiblich sind, so wäre hierdurch die Vermittlung angebahnt zu der Siphoneenform mit oogamer Befruchtung, nämlich zu Vaucheria, die bis jetzt ziemlich isolirt steht.

Vaucheria[2]) besteht aus einem verschiedenartig verzweigten, einige bis 30 cm. langen Schlauche, der sich auf feuchter, schattiger Erde oder im Wasser (Süßwasser oder Brackwasser) entwickelt. Das festsitzende Ende (Wurzeltheil) desselben ist hyalin und kraus verzweigt, der freie Theil enthält innerhalb der dünnen Zellhaut eine an Chlorophyllkörnern und Öltröpfchen reiche Protoplasmaschicht, die den großen Saftraum umschließt. Die Öltröpfchen sind nach den Untersuchungen Borodins an V. sessilis Assimilationsprodukte, sie finden sich außerhalb der Chlorophyllkörper sind aber wahrscheinlich in denselben entstanden. Am Anfang der Vegetationsperiode im Frühjahr entstehen die Pflanzen aus den überwinterten Oosporen und pflanzen sich bei manchen Arten zunächst durch mehrere Generationen auf ungeschlechtlichem Wege fort. Die dazu dienenden Brutzellen entstehen entweder durch bloße Abschnürung gewisser Zweigenden, oder durch ausschlüpfende, sehr große Schwärmzellen, welche auf der ganzen Oberfläche mit sehr kurzen Cilien bedeckt sind. Zwischen beiden Formen zeigen die verschiedenen Arten von Vaucheria abgestufte Übergänge; bei V. tuberosa z. B. schwellen Äste bedeutend an, schnüren sich an der Basis ab und treiben ohne Weiteres einen oder mehrere Keimschläuche; bei V. geminata wird der Inhalt eines oval angeschwollenen Astes durch eine Querwand abgegrenzt, er zieht sich zusammen und bildet eine neue Haut, und die so gebildete Brutzelle wird entweder durch Zersetzung der Mutterzellhaut frei oder fällt sammt derselben ab, um nach einigen Tagen zu keimen. Die Brut-

---

1) Berthold, Bot. Zeit. 1880. p. 648.

2) Pringsheim, über Befruchtung und Keimung der Algen und das Wesen des Zeugungsprocesses (Monatsber. der Berliner Akad. d. Wiss. 1855, und Jahrb. f. wiss. Bot. II. p. 470). — Schenk, Entw. der Fortpflanzungs-Organe und Befruchtung von Vaucheria geminata. (Verh. der physik.-med. Gesellsch. zu Würzburg. Bd. VII. 1853.). — Walz, Beitr. zur Morph. und Syst. d. Gatt. Vaucheria, in Pringsh. Jahrb. V. Bd. — Woronin, Beitr. zur Kenntn. d. Vauch. (Bot. Zeit. 1869). Derselbe: Vaucheria de Baryana (Bot. Zeit. 1880.) Stahl, über d. Ruhezustände d. V. geminata (Bot. Zeit. 1879). — Über die Zellkerne vgl. Schmitz und Strasburger a. a. O. — Borodin, über die Wirkung des Lichtes auf die Entwicklung von Vaucheria sessilis (Bot. Zeit. 1878 p. 497).

zellen von V. hamata bilden sich auf gleiche Art, werden aber durch einen Ruck herausgeworfen, bleiben ruhig liegen, um in der nächsten Nacht zu keimen. Bei anderen Arten (V. sessilis, sericea, piloboloides) contrahirt sich der abgegrenzte Inhalt eines Astes und dringt durch einen Riss an der Spitze desselben als Schwärmzelle hervor, deren Bewegung jedoch bei V. sericea nur $^1/_2$—$1^1/_2$ Minuten dauert, in anderen Fällen aber stundenlang fortgesetzt wird. Die Rotation beginnt bei Vaucheria sessilis schon während des Austritts, und ist die Öffnung der Mutterzelle zu klein, so zerreißt die Schwärmzelle in zwei Theile, deren jeder sich abrundet und wieder eine ganze Schwärmzelle darstellt. Die äußere schwimmt fort, die andere bleibt rotirend in der Mutterzelle zurück. Es sind diese, schon mit bloßem Auge wahrnehmbaren Schwärmsporen die größten bekannten. Sie sind besetzt mit einem Pelze von Cilien. In ihrer Oberflächenschicht befinden sich zahlreiche Zellkerne. Schon während des Schwärmstadiums wird auf der Oberfläche eine Membran ausgeschieden.

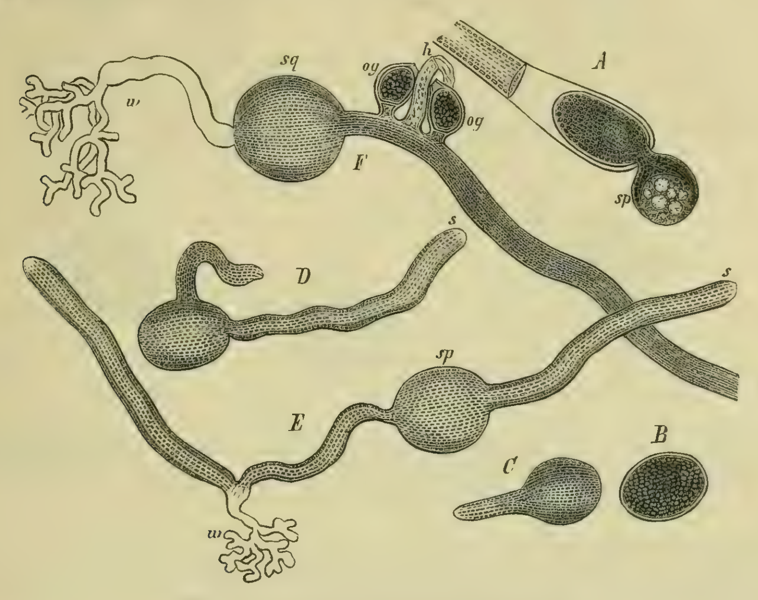


Fig. 14. Vaucheria sessilis (etwa 30mal vergr.).

Die Bildung der Schwärmsporen resp. der Brutzellen beginnt wie bei den meisten andern Algen und Pilzen in der Nacht, am Morgen treten sie aus, und ihre Keimung beginnt am Tage oder in der folgenden Nacht. Bei der Keimung werden ein oder zwei grüne Schläuche (Fig. 14 *C D*) gebildet, oder es entsteht zugleich ein wurzelähnliches Haftorgan (*E F w*). — Die Oogonien und Antheridien entstehen als seitliche Ausstülpungen eines chlorophyllhaltigen Schlauches (Fig. 14 *F*, 15 *A B*), zuweilen schon an einem Keimschlauch der Schwärmzelle. Alle Vaucherien sind monöcisch, beiderlei Geschlechtsorgane meist ganz dicht beisammen. Die Antheridien (Fig. 15 *h a*) sind die Endzellen dünner Zweigschläuche, deren mit nur wenig Chlorophyll versehener Inhalt zahlreiche und sehr kleine Spermatozoiden bildet (Fig. 15 *D*); diese treten aus der am Scheitel geplatzten Antheridiumzelle aus. Bei mehreren Arten sind die Antheridien hornartig gekrümmt, bei anderen (V. sericea) gerade oder krumme Beutel (V. pachyderma). Bei der von Woronin entdeckten V. synandra entstehen zwei bis sieben Hörnchen auf der eiförmigen, großen Endzelle eines zweizelligen Astes. — Die Oogonien entstehen aus dickern, mit Öl und Chlorophyll dicht erfüllten Ausstülpungen (*og* in Fig. 15 *A* u. *B*); sie schwellen

meist schief eiförmig an, und endlich wird ihr Inhalt durch eine Querwand abgegrenzt (*F*, *osp*). Die grüne grobkörnige Masse sammelt sich im Centrum des Oogoniums, während sich am Schnabel desselben farbloses Protoplasma anhäuft, an welcher Stelle das Oogonium sich öffnet; in diesem Augenblick contrahirt sich der ganze Inhalt und bildet die Oosphaere; bei manchen Arten wird ein farbloser Schleim aus der Schnabelöffnung hervorgestoßen. Nach dem Eintritt der Spermatozoiden umkleidet sich die Oosphaere

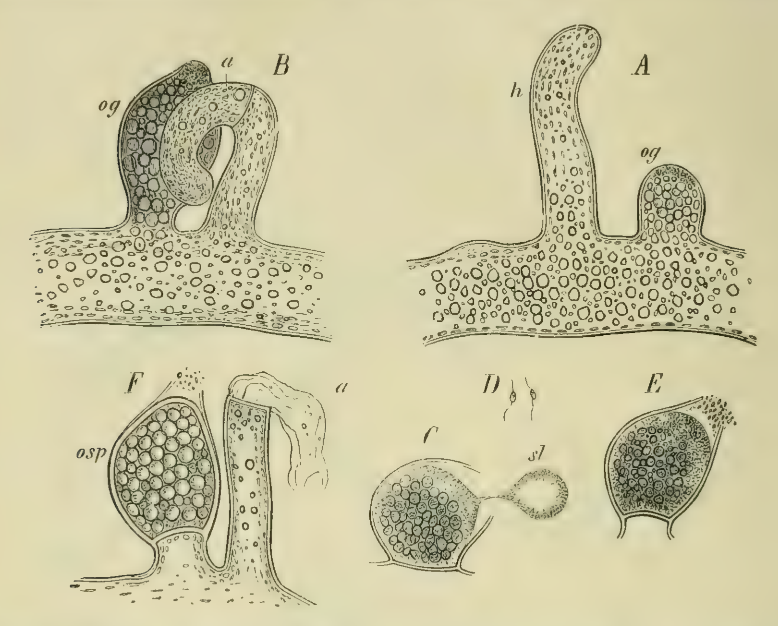


Fig. 15. Vaucheria sessilis. *A*, *B* Entstehung eines Antheridiums *a* an dem Aste *h* und des Oogoniums *og*; *C* geöffnetes Oogonium, einen Schleimtropfen *sl* ausstoßend, *D* Spermatozoiden, *E* Ansammlung derselben am Schnabel des Oogoniums, *F*: *a* Antheridium entleert, *osp* Oospore in dem Oogonium. *A B E F* nach der Natur, *C D* nach PRINGSHEIM.

mit einer dicken Haut, der Inhalt wird roth oder brau und die Oospore beginnt nun ihre Ruheperiode. — Die Bildung der Oogonien und Antheridien beginnt Abends, wird am nächsten Vormittag vollendet und zwischen zehn und vier Uhr des Tages erfolgt die Befruchtung.

Es sind neuerdings [1]) für Vaucheria ganz ähnliche Ruhezustände bekannt geworden, wie sie oben für Botrydium erwähnt wurden; es wurden diese Ruhezustände früher unter dem Namen Gongrosira als besondere Algengattung beschrieben. Die Schläuche werden durch dicke, gallertige Querwände in eine Anzahl einzelner Abschnitte (Zellen) getheilt, die nach Beendigung des Ruhezustandes entweder je in einem Vaucheriaschlauche auswachsen oder es zerfällt ihr Plasma in eine Anzahl von Portionen, die von einer dünnen Blase oder einer Gallerthülle umkleidet zusammen ins Freie entleert werden, wo sich die einzelnen Portionen dann isoliren. Sie sind aber nicht wie bei Botrydium Schwärmsporen, sondern sie kriechen unter fortwährender Gestaltsveränderung, also wie Amoeben, auf dem Substrat umher. Jede dieser Amoeben rundet sich zu einer von einer Membran umgebenen grünen Kugel ab, die entweder an einem Vaucheriaschlauch direkt auskeimt, oder ihrerseits wieder bei erneuter Ausstoßung des Substrats in einen Ruhezustand übergehen kann.

1) STAHL, über die Ruhezustände der Vaucheria geminata (Bot. Zeit. 1879. p. 129).

2) Die Volvocineen[1]).

Die Volvocineen bestehen aus vereinzelten oder in Schleimhüllen zu Familien (Coenobien) vereinigten Zellen. Diese Coenobien sind entweder Hohlkugeln, wie z. B. bei Volvox und Eudorina oder viereckige Tafeln wie bei Gonium. In diesen Zuständen sind sie, obgleich von Zellhaut umgeben, doch frei beweglich, indem jede Zelle zwei lange Cilien besitzt, welche durch die Zellhaut ins Freie hinausragen; die vereinzelten Zellen von Chlamydomonas und Chlamydococcus schwimmen auf diese Weise wie gewöhnliche Schwärmzellen; bei den Coenobien dagegen ragen die Cilien sämmtlicher Einzelzellen aus der gemeinsamen Hülle hervor, und durch ihre gemeinschaftliche Anstrengung wird das ganze Coenobium in drehende und wälzende Bewegung versetzt.

Noch auffallender als die Differenzen im Aufbau des Vegetationskörpers sind die in der geschlechtlichen Fortpflanzung. Im einfachsten Falle verschmelzen zwei gleichgestaltete Schwärmsporen mit einander (Pandorina, Chlamydomonasspecies), oder das männliche Element ist von dem weiblichen auffallend unterschieden, wie bei Eudorina und Volvox.

Einige Beispiele mögen dazu dienen, den Lebenslauf dieser Pflanzen klar zu machen.

Die Gattung Chlamydomonas besteht aus vereinzelt lebenden, schwärmenden Zellen, die sich im vegetativen Zustand durch Zwei- oder Viertheilung vermehren. Bei der geschlechtlichen Fortpflanzung theilen sich die schwärmenden Zellen jedoch in acht bewegliche Tochterzellen, die mit vier Cilien versehen kleiner als jene sind, unter sich aber von ziemlich verschiedener Größe. Diese Zellen paaren sich nach Rostafinski ganz in der Weise, wie es Pringsheim für Pandorina beschrieben hat (siehe unten); die dadurch entstandenen Zygosporen kommen zur Ruhe und wachsen einige Wochen lang; dann eingetrocknet und wieder unter Wasser gesetzt, theilen sie sich wiederholt und bilden ruhende, unbewegliche Zellfamilien, die mit der früheren Palmellaceen-Gattung Pleurococcus identisch sind[2]).

Bei Pandorina Morum (Fig. 16) wurde der Entwicklungslauf zuerst von Pringsheim vollständig beobachtet, und von ihm hier das erste Beispiel einer Paarung oder Con-

---

1) Pringsheim, über Paarung der Schwärmsporen, Monatsber. der Berliner Akad. Okt. 1869. — Cohn, Entwicklungsgesch. der Gatt. Volvox (Cohn's, Beitr. z. Biol. d. Pflanz. Bd. I). — Kirchner, zur Entw. des Volvox minor, ibid. Bd. III. — Goroshankin, die Genesis bei den Palmellaceen (Referat über diese Abhandl. in Bot. Jahresbericht, 1875). — Rostafinski, quelques mots sur l'Haematococcus lacustris (Mém. de la soc. nat. d. st. nat. de Cherbourg, 1875. T. XIX). — Cohn u. Wichura, über Stephanosphaera pluvialis (Nova acta Leop.-Carol. Vol. XXVI). — De Bary, Bot. Zeit. 1858. Beilage, p. 73. — Rostafinski, Bot. Zeit. 1871. p. 757.

2) Für Chlamydomonas pulvisculus schildert Goroshankin andere Befruchtungsvorgänge. Es bilden sich hier männliche und weibliche Gameten. Die ersteren, zu acht aus einer vegetativen Zelle entstanden, sind kleiner als die letzteren, die nur zu 2—4 von einer Zelle gebildet werden. Sie treffen mit ihren Schnäbeln zusammen, die Cilien fallen ab, es entsteht am vorderen Ende der beiden Körper ein Kanal, durch welchen das Plasma der männlichen Zelle zu dem der weiblichen kriecht, mit dem es zur Zygospore verschmilzt.

jugation von Schwärmzellen entdeckt. Pandorina Fig. 16 *I* ist eine der gemeinsten Volvocineen: Die sechszehn Zellen eines Coenobiums sind dicht zusammengedrängt, von einer dünnen Gallerthülle umgeben, aus welcher die langen Cilien hervorragen. Die ungeschlechtliche Vermehrung erfolgt dadurch, dass jede der sechszehn Zellen abermals in sechszehn kleinere Zellen zerfällt, die auf ganz ähnliche Weise sich zu einem Coenobium gruppiren, wie es unten für Eudorina geschildert werden soll; die sechszehn Tochterfamilien Fig. 16 (*II*) werden durch Auflösung der Gallerthülle der Mutter frei und jede einzelne, wieder mit Gallerthülle umgeben, wächst zur ursprünglichen Größe der

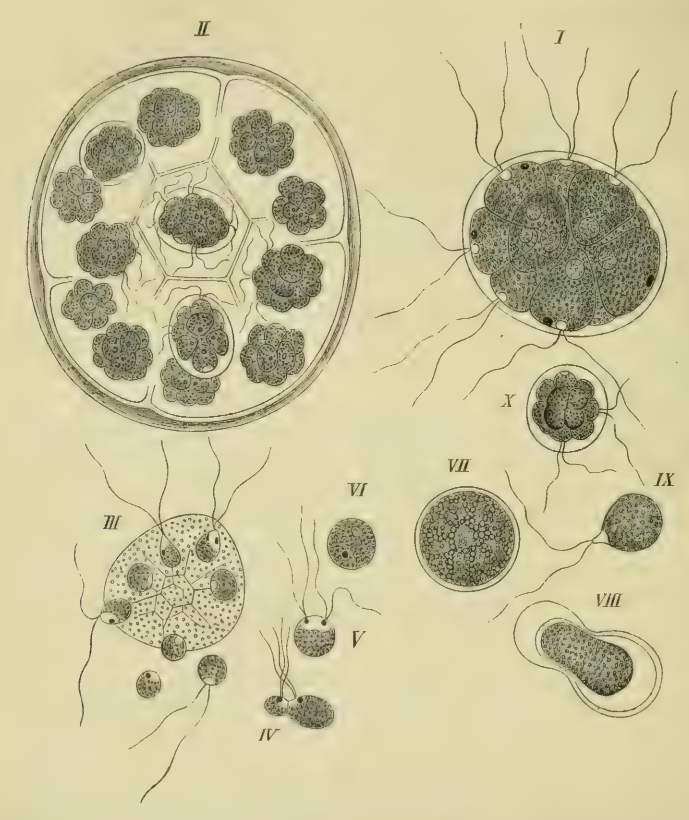


Fig. 16. Entwicklung von Pandorina Morum nach PRINGSHEIM: *I* eine schwärmende Familie, *II* eine solche in 16 Tochterfamilien getheilt; *III* eine geschlechtliche Familie, deren einzelne Zellen aus der verschleimten Hülle austreten; *IV*, *V* Paarung der Schwärmer; *VI* eine eben entstandene, *VII* eine ausgewachsene Zygospore; *VIII* Umbildung des Inhaltes einer Zygospore in eine große Schwärmzelle, *IX* dieselbe frei; *X* junge Familie aus der letzteren entstanden.

Mutterfamilie heran. Ganz ähnlich wird auch die geschlechtliche Fortpflanzung eingeleitet; die jungen Familien aber erweichen ihre Gallerthülle, die einzelnen Zellen werden auf diese Weise frei und jede schwärmt einzeln für sich (*III*); diese freien Schwärmer sind von sehr verschiedener Größe, am Hinterende gerundet, grün, am vorderen die beiden Cilien tragenden spitz, hyalin und mit einem rothen Körperchen versehen. In dem Gewimmel dieser Schwärmer sieht man nun solche, die sich einander paarweise nähern, einander aufsuchen; sie berühren sich zusammentreffend mit ihren Spitzen, verschmelzen zu einem anfangs biscuitförmigen Körper (*IV*), der sich nach und nach zu einer Kugel zusammenzieht (*V*), in welcher man anfangs noch die beiden rothen Körperchen und die

vier Cilien an dem vergrößerten hyalinen Fleck wahrnimmt; jene wie diese aber verschwinden bald. Einige Minuten nach dem Beginne der Paarung ist die Zygospore eine kugelige Zelle (*VI*), welche nun ruhig längere Zeit in ihrer Zellhaut liegen bleibt und ihre grüne Farbe in eine ziegelrothe übergehen lässt. Werden die eingetrockneten, unterdessen stark herangewachsenen Kugeln in Wasser gebracht, so beginnt die Keimung nach 24 Stunden; die äußere Schale der Zellhaut bricht auf, eine innere Schicht derselben quillt hervor und enthält nun eine oder zwei bis drei große Schwärmzellen, welche endlich austreten (*VIII* und *IX*), nach kurzem Schwärmen sich mit einer Gallerthülle umgeben und durch succedane Theilung in sechszehn Primordialzellen zerfallen, die nun wieder eine Familie wie Fig. *I* bilden.

Viel weiter vorgeschritten in der Differenzirung der Sexualelemente ist eine äußerlich Pandorina wenigstens in manchen Entwicklungsstadien ähnliche Form, Eudorina elegans[1]). Die Coenobien sind Hohlkugeln von ellipsoidischer Form, welche in einer gemeinsamen gallertigen Hülle 16—32 (selten nur 8) Zellen besitzen, deren jede zwei Cilien trägt, welche durch Löcher der Hülle weit hervorragen; außerdem besitzen die

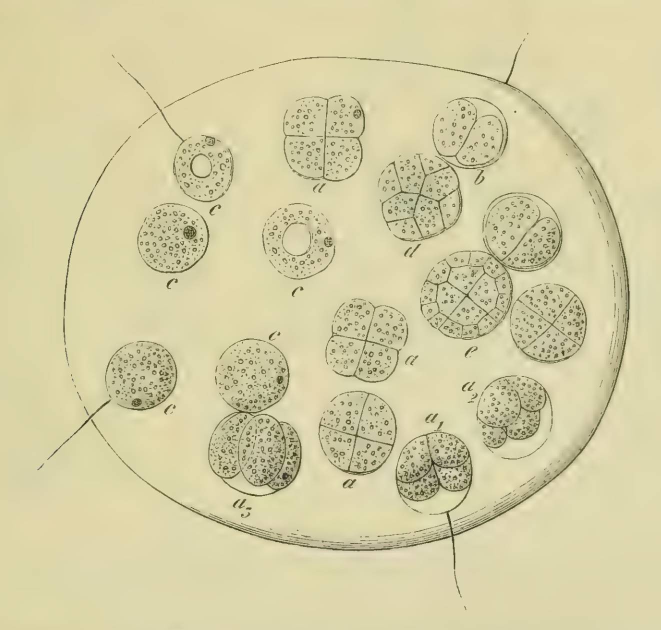


Fig. 17. **Eudorina elegans.** Ein Coenobium, das in Bildung von Tochtercoenobien begriffen ist, die Gallerthülle des Coenobiums ist gequollen. Die Cilien sind nur theilweise sichtbar (jede Zelle des Coenobiums besitzt zwei) bei *c* noch ungetheilte Zellen, bei *b* zweigetheilte, bei *a* viergetheilte. a_1 u. a_2 sind schief von oben gesehen, a_3 von der Seite. *d* und *e* weiter vorgeschrittene Theilungsstadien, in dem bei *c* dargestellten Theilungsstadium ist das Tochtercoenobium bereits eine concave Platte, um sich dann später zwischen Hohlkugel zusammenzuwölben.

Zellen einen rothen Augpunkt und (wenigstens bei den von mir untersuchten Exemplaren) ein hyalines, nicht selten schnabelförmiges Vorderende. Es findet eine ausgiebige Vermehrung auf ungeschlechtlichem Wege statt, wobei wie bei Pandorina neue Coenobien aus Zellen der alten hervorgehen. Es theilt sich zu diesem Zwecke, nachdem eine Quellung der Membran vorausgegangen ist, wodurch sich dieselbe vom Plasma-

---

1) Die folgenden Angaben beziehen sich auf 1878 gemachte Beobachtungen, sie stimmen vollständig überein mit dem Referate über Goroshankins russische Abhandlung (S. Jahresbericht. 1875, p. 28), mit Ausnahme einiger unwesentlichen Einzelheiten.

körper abhebt, der letztere in zwei, dann durch eine rechtwinklig zur ersten stehende Wand in vier Portionen. Nun tritt der Zustand ein, wie ihn Fig. 17 *c* zeigt: die junge Kolonie zerfällt in 8 Zellen, die so gelagert sind, dass die vier mittleren ein Kreuz bilden, es geschieht dies, indem die Quadrantenwände etwas verbogen werden, und in jedem Quadranten eine Antiklinie auftritt. Dann werden durch Periklinien, wie Fig. 17 *d* zeigt, von den »Kreuzzellen« äußere abgeschnitten, während die vier innern Zellen sich nicht mehr theilen. Auf diese Weise kommt zunächst eine Zell s c h e i b e zu Stande (also dieselbe

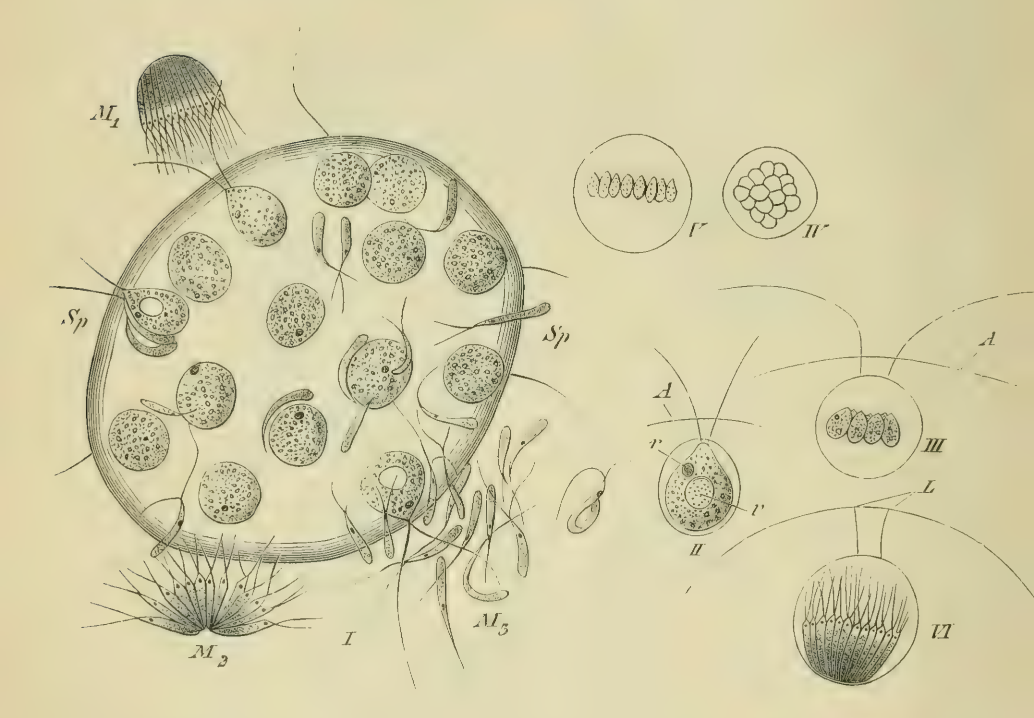


Fig. 18. Eudorina elegans. *I* eine weibliche Kolonie (Coenobium). Die Zwischenwände zwischen den einzelnen Zellen sind gallertig aufgequollen. Jede der Zellen besitzt zwei Cilien, die aber nicht alle sichtbar sind. M_1, M_2, M_3 männliche Coenobien M_1 hat eben die weibliche Kolonie erreicht und verwickelt ihre Cilien mit derselben, M_2 eine schon früher angekommene männliche Kolonie: die Spermatozoiden fallen aus einander, bei M_3 eine männliche Kolonie, die sich schon in ihre einzelnen Spermatozoiden aufgelöst hat, welche in die Gallerte der weiblichen Kolonie eindringen, um sich den Zellen derselben anzulegen (*Sp* Spermatozoiden). *II* Mutterzelle einer männlichen Kolonie: die gequollene Membran hat sich vom Plasmakörper abgehoben, *A* Außenfläche des Coenobiums, *r* rother Augpunkt, *v* contraktile Vacuole. *III* ein junges männliches Coenobium von der Seite: es besteht aus einer Zellscheibe, deren Zellen in *V* sich noch vermehrt haben. *VI* fertiges männliches Coenobium, es besteht aus einem Spermatozoidenbündel (ähnlich angeordnet wie ein Cigarrenbündel), deren jedes an seinem Ende zwei Cilien trägt. Das männliche Coenobium ist noch in die gequollene Membran der Mutterzelle eingeschlossen, bewegt sich aber jetzt schon. Später wird es frei. *IV* eine junge männliche Kolonie von unten.

Zellenanordnung, welche die Coenobien der Gattung Gonium zeitlebens zeigen), nun aber beginnt die Zellscheibe zuerst sich schüsselförmig zu vertiefen, (Fig. 17) dann vereinigen sich die Ränder, schließen zusammen und bilden eine Hohlkugel, die wie erwähnt gewöhnlich aus 16 oder 32 Zellen besteht. Nachdem die einzelnen Zellen derselben Cilien entwickelt haben, beginnt sich die junge Kolonie zu bewegen, sie wird durch Auflösung der Hülle der Mutterkolonie frei, und kann noch am Abend ihres Entstehungstages neue Tochterkolonien produciren. Die Coenobien haben also zwei verschiedene Pole, einen

an welchem jene vier ursprünglich mittleren Zellen liegen, und einen an dem die Zusammenwölbung endet.

Die Geschlechtsorgane sind diöcisch vertheilt, es bilden sich männliche und weibliche Kolonien. Die Zellen der letzteren unterscheiden sich nur wenig von den vegetativen. Die Membranen quellen auf, die einzelnen Zellen der weiblichen Kolonie — die Eizellen rücken dadurch auseinander, sie sind etwas größer als die gewöhnlichen vegetativen Zellen. In den männlichen Kolonien werden Spermatozoiden gebildet, deren Entwicklung in ganz ähnlicher Weise eingeleitet wird, wie die der Bildung der ungeschlechtlich erzeugten Tochterkolonien. Die durch Theilung einer Zelle entstandenen Tochterzellen bleiben hier aber in einer Fläche angeordnet (Fig. 18 *IV.*), jede Zelle wird, indem sie sich streckt, an ihrem Vorderende seitlich einen rothen Augpunkt, vorne zwei Cilien entwickelt, zum Spermatozoid, wie die Vergleichung der Figuren I., III.—VI. (Fig. 17) und die Figurenerklärung dies näher darthun mag. Gleichzeitig verwandelt sich die Farbe von Grün in Gelb. Die in einem Bündel zusammengeordneten Spermatozoiden bewegen sich noch innerhalb des Raumes, in dem sie entstanden, gelangen dann ins Freie und schwärmen hier als männliche Kolonie umher. Treffen sie auf eine weibliche Kolonie, so verwickeln sich die beiderseitigen Cilien, die männliche Kolonie wird dadurch fixirt, nun fällt das Bündel von Spermatozoiden garbenförmig aus einander (vgl. Fig. 18 M_1 M_2 M_3), und die vereinzelten Spermatozoiden, die sich noch bedeutend strecken, bohren sich in die Gallerte der weiblichen Kolonie ein. Sie dringen hier bis zu den Eizellen vor, und legen sich oft in Mehrzahl, nachdem sie an denselben tastend herumgekrochen sind, an sie an, e i n Spermatozoid verschmilzt wohl mit der Eizelle, und diese wird dadurch zur Oospore, die sich mit zwei Häuten umgiebt. Das Chlorophyll geht in den bekannten ziegelrothen Farbstoff über, wie er den Ruhezuständen der Chlorophyceen eigen ist. Die Keimung der Oosporen, die wohl im Frühjahr nach ihrer Bildung erfolgt, haben weder Goroshankin noch ich beobachtet. Es ist nach Analogie mit Volvox anzunehmen, dass aus der keimenden Oospore je e i n e Eudorinakolonie hervorgeht, durch einen ganz ähnlichen Theilungsprocess, wie er sich bei Bildung der ungeschlechtlich erzeugten Kolonien abspielt.

Der Entwicklungsgang der Gattung Volvox selbst mag hier nur kurz berührt werden: er stimmt im Allgemeinen mit dem von Eudorina überein. Das Coenobium besteht hier aus einer viel größeren Zahl von Zellen, die einzelnen Volvoxkugeln, auch die von Volvox minor, sind ganz gut mit bloßem Auge wahrnehmbar. In den ungeschlechtlichen Kolonien von V. globator ist nur eine geringe Anzahl von Zellen (8), die sich von Anfang an durch ihre Größe vor den übrigen auszeichnen, befähigt, Tochtercoenobien zu produciren, was in ähnlicher Weise wie bei Eudorina geschieht. Die Vertheilung der Geschlechtsorgane ist eine dioecische oder monoecische, auch die geschlechtlichen Fortpflanzungszellen finden sich aber immer nur in kleiner Zahl unter den vielen sterilen Zellen eines Coenobiums. Die Spermatozoidbündel entstehen ähnlich wie bei Eudorina, es sind 32—64 Spermatozoiden, die aus einer Mutterzelle entstehen. Die Form derselben gleicht ebenfalls der von Eudorina, die Cilien sind aber nach Cohn seitlich inserirt wie bei Fucus. Die Keimung der Oosporen ist nur bei Volvox minor bekannt. Die äußere Sporenhaut wird gesprengt, und der Plasmakörper tritt umgeben von der gequollenen inneren Membran hervor. Er theilt sich zunächst in eine achtzellige Scheibe, die sich zum Coenobium zusammenwölbt in ganz ähnlicher Weise, wie dies oben für Eudorina beschrieben wurde.

Bei den Gattungen Gonium und Stephanosphaera dürfen wir einen ähnlichen Befruchtungsprocess wie bei Pandorina — also vermittelst gleichgestalteter schwärmender Gameten — mit hoher Wahrscheinlichkeit voraussetzen. Vergleichen wir übrigens den Vorgang von Pandorina mit dem von Eudorina und Volvox, so stellt sich heraus, dass die Differenzen mehr nur die F o r m der Befruchtungsorgane betreffen. Von den kleinen Coenobien die Pandorina, deren Zellen zu Gameten werden, sind wohl die einen männlich,

die andern weiblich (also ist es sehr wahrscheinlich, dass die Gameten aus einem und demselben Coenobium **nicht** miteinander kopuliren), und ebenso sind die Spermazoidenbündel von Eudorina und Volvox nichts anderes als kleine männliche Coenobien, die sich von den weiblichen allerdings auffallend unterscheiden. Bei Volvox tritt dann noch die weitere Complikation hinzu, dass die meisten Zellen eines Coenobiums nicht zu Sexualzellen werden, steril bleiben. — Was die Bezeichnung Coenobien betrifft, so ist dieselbe hier eigentlich in anderem Sinne angewandt, als bei den Hydrodictyeen (s. die folgende Abtheilung). Die Volvoxcoenobien entstehen nach dem Obigen nicht durch Verwachsung ursprünglich getrennter Zellen, sondern durch Theilung einer einzigen. Die Bezeichnung ist berechtigt, wenn man die als Einzelzellen lebenden Volvocineen wie Chlamydonas zum Vergleich heranzieht, die in ihrer Struktur durchaus einer Zelle eines Volvoxcoenobiums entsprechen, es ist der Ausdruck also eigentlich nur ein vergleichender.

3) Protococcaceen.

Als Protococcaceen fassen wir eine Anzahl einzelliger Süßwasseralgen zusammen, die in zwei Abtheilungen zerfallen, von denen die eine, die der Hydrodictyeen, die Eigenthümlichkeit hat, dass hier mehrere ursprünglich getrennte Zellen zu Zellfamilien (Coenobien oder Kolonien) mit einander vereinigt sind, die aber nicht, wie bei der vorhergehenden Abtheilung, beweglich sind. In der andern Abtheilung, die der ersten gegenüber als die der Einzellebenden, der **Eremobien**, bezeichnet wird, leben die einzelnen, einzelligen Individuen getrennt von einander, oft auch in Hohlräumen anderer Gewächse (»Raumparasitismus«).

a) **Hydrodictyeen**[1]. Als charakteristische Vertreter dieser Gruppe mögen die Gattungen Pediastrum und Hydrodictyon genannt sein. Sie besitzen eine geschlechtliche (bis jetzt nur bei Hydrodictyon nachgewiesene) und eine ungeschlechtliche Fortpflanzung: Pediastrum besteht aus rundlichen Zellscheiben, die aus einer größeren Anzahl von Zellen bestehen (Fig. 19), welche entweder lückenlos an einander schließen, oder eine durchlöcherte Scheibe bilden.

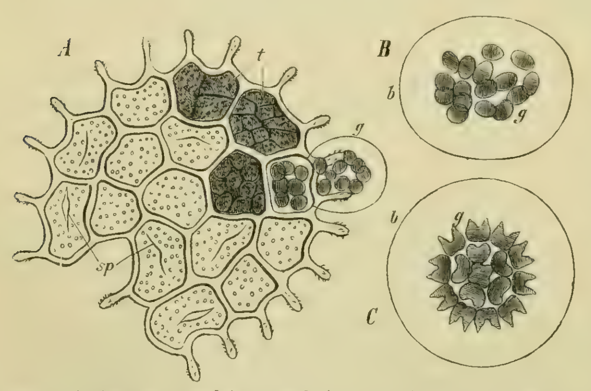


Fig. 19. Pediastrum granulatum, nach A. BRAUN (400): *A* eine aus verwachsenen Zellen bestehende Scheibe; bei *g* tritt soeben die innerste Hautschicht einer Zelle hervor, sie enthält die durch Theilung des grünen Protoplasmas entstandenen Tochterzellen; bei *t* verschiedene Theilungszustände der Zellen; *sp* die Spalten in den bereits entleerten Zellhäuten. *B* die ganz ausgetretene innere Lamelle der Mutterzellhaut, stark erweitert, *b* enthält die Tochterzellen *g*, diese sind in lebhaft wimmelnder Bewegung. *C* dieselbe Zellenfamilie 4½ Stunde nach ihrer Geburt, 4 Stunden nach Eintritt der Ruhe der kleinen Zellen; diese haben sich zu einer Scheibe geordnet, welche bereits anfängt, sich zu einer solchen wie *A* auszubilden.

Die Coenobien pflanzen sich hier dadurch fort, dass in jeder Zelle eine größere Zahl von Schwärmern gebildet wird, welche innerhalb der Mutterzelle einige Zeit wimmeln, dann aber zur Ruhe kommend sich in specifisch bestimmter Ordnung

---

1) Über Pediastrum u. a. vgl. BRAUN, die Verjüngung in der Natur 1851 und Algarum

zusammenlagern und nun gemeinschaftlich weiterwachsen, um sich später in ähnlicher Weise wieder zu vermehren, wie Fig. 19 zeigt. Außerdem sind kleinere Schwärmsporen bekannt, die frei werden, indem sie die Mutterzelle verlassen, und nach Analogie mit Hydrodictyon wohl zweifelsohne Gameten sind. — Bei Hydrodictyon utriculatum, welches in Wassergräben hin und wieder vorkommt, besteht die erwachsene Pflanze, das Coenobium, aus einem sackartig geformten Netz von mehreren Centimetern Länge; dieses Netz wird von sehr zahlreichen cylindrischen Zellen gebildet, welche mit ihren Enden so verwachsen sind, dass sie vier- bis sechseckige Maschen bilden. Die gewöhnliche Vermehrung geschieht dadurch, dass der grüne Inhalt einer Zelle des Netzes in 7000—20000 Schwärmzellen zerfällt, welche in der Mutterzellhaut umherwimmeln, nach einer halben Stunde aber zur Ruhe kommend sich so zusammenordnen, dass sie bei ihrer Streckung wieder ein Netz von der früheren Form bilden, welches durch Auflösung der Mutterzellhaut wieder frei wird und in drei bis vier Wochen die Größe der Mutterpflanze erreicht. In anderen Zellen eines reifen Netzes dagegen zerfällt der grüne Inhalt in 30000 bis 100000 kleinere Schwärmzellen, welche die Mutterzelle sofort verlassen und während des Ausschlüpfens zu zwei selten zu mehreren kopuliren. Die Zygosporen schwärmen noch längere Zeit frei umher. Zur Ruhe gelangt, werden aber die Zygosporen kugelig, umgeben sich mit fester Haut und können Monate lang (vor Licht geschützt) austrocknen. Nach mehrmonatlicher Ruhe beginnen diese Kugeln langsam zu wachsen. Nachdem sie eine beträchtliche Größe erreicht haben, zerfällt ihr Inhalt in zwei bis vier große Schwärmzellen, die nach einigen Monaten in Ruhe übergehend eine eigenthümlich eckige Form annehmen und zu bedeutender Größe heranwachsend hornartige Fortsätze treiben. In jedem dieser sogenannten »Polyeder« zerfällt der grüne, wandständige Inhalt abermals in Schwärmzellen, welche sich zwanzig bis vierzig Minuten lang innerhalb eines Sackes (der gequollenen inneren Membranschicht des Polyeders) bewegen, der nur aus dem Polyeder hervortritt. Zur Ruhe gekommen ordnen sich die Schwärmzellen innerhalb des Sackes, der erst später verschwindet, zu einem sackförmigen Netz, das aus 200—300 Zellen besteht und sehr klein ist, sich sonst aber wie die gewöhnlichen Netze, zu deren Größe es allmählich heranwächst, verhält. In manchen Polyedern werden kleinere und zahlreichere Schwärme gebildet, die aber ebenfalls zu einem Netz zusammentreten.

Von den freilebenden, nicht zu Kolonien vereinigten Protococcaceen mögen hier noch die von Klebs[1]) neuerdings eingehend untersuchten, in Hohlräumen anderer Gewächse sich aufhaltenden erwähnt werden. Chlorchytrium Lemnae ist eine einzellige in den Intercellularräumen von Lemna trisulca lebende Alge. Jedes Individuum bildet schließlich, ohne vorher durch Zweitheilung sich vermehrt zu haben, Zoosporen, die in einer Gallerthülle eingeschlossen aus dem Lemnagewebe heraustreten. Diese Zoosporen sind Gameten, die noch innerhalb der Gallertblase paarweise kopuliren; die so gebildeten Zygozoosporen gelangen ins Freie, sie sind mit vier Cilien versehen. Nachdem sie kurze Zeit im Wasser frei umhergeschwärmt haben, gelangen sie auf die Epidermis von Lemna trisulca. Hier, und zwar immer auf der Grenze zweier Epidermiszellen, kommen sie zur Ruhe, umgeben sich mit einer Membran und treiben einen farblosen Fortsatz, der die aneinanderstoßenden Epidermiszellwände auseinander drängt. Später wandert das Plasma der Zygosporen in denselben hinein. Im Laufe der Vegetationsperiode wiederholt sich der beschriebene Vorgang öfters, die Überwinterung geschieht, indem Chlorochytriumindividuen innerhalb einer Lemna zu Dauerzellen werden, die dann im näch-

---

unicellularium genera nova vel minus cognita. Leipzig 1855. — Pringsheim, über die Dauerschwärmer des Wassernetzes, Monatsber. der Berl. Akad. Decbr. 1860. — Die Gametenkopulation von Hydrodictyon wurde von Suppanetz beobachtet.

1) Beiträge zur Kenntniss niederer Algenformen, Bot. Zeit. 1881, p. 249 ff.

sten Frühjahr wieder Gameten erzeugen etc. Außer Chlorochytrium sind noch eine Anzahl endophytisch lebender Protococcaceen genauer bekannt, von denen Phyllobium dimorphum hier noch erwähnt werden mag. Es lebt diese Alge im Gefäßbündelgewebe hauptsächlich der Blätter von Lysimachia Numularia, aber auch von Ajuga reptans u. a. Aus den Dauerzellen (vgl. Chlorochytrium) gehen Zoosporen hervor, und zwar liefern die einen kleinere, Mikrozoosporen, die andern größere, Makrozoosporen. Isolirt gehen die, von den Größenverhältnissen abgesehen, gleichgestalteten Zoosporen zu Grunde. Sie sind nämlich Gameten, die, um den Anfang einer neuen Generation zu liefern, mit einander kopuliren müssen, und zwar kopulirt immer ein kleiner männlicher Schwärmer mit einem größeren weiblichen zu einer Zygozoospore, die aber nur zwei Cilien besitzt, da der kleine Gamet sammt seinen Cilien mit dem größeren verschmilzt. Treffen die, lange Zeit beweglichen, Zygozoosporen ein Lysimachiablatt, so dringen sie durch eine Spaltöffnung desselben ein und treiben einen Keimschlauch, der durch Auseinanderdrängen der Zellen in die Gefäßbündel der Blattrippen eintritt, wo er zwischen den Spiralzellen weiterwächst; das Plasma wandert dabei in den vorderen Theil des Keimschlauches, der durch eine Querwand von dem leeren abgegrenzt wird und sich nun zu einem neuen Phyllobiumexemplare gestaltet. Außer diesen Gameten besitzt Phyllobium auch noch in kleineren Dauerzellen erzeugte ungeschlechtliche Zoosporen, die aber auch fehlen können.

Was die Lebensweise dieser endophytischen Algen betrifft, so ist an einen, mit Nährstoffentnahme aus der Wirthspflanze verbundenen Parasitismus nicht zu denken, da diese Protococcaceen reichlich Chlorophyll enthalten, und die anorganischen Substanzen aus dem umgebenden Wasser aufnehmen können; außerdem entwickeln sie sich eben so gut in abgestorbenen Pflanzentheilen und fügen ihrem Wirthe keinen sichtbaren Schaden zu. Sie suchen vielmehr nur einen geschützten Raum zu ihrer Entwicklung, uud sind deshalb von Klebs als Raumparasiten bezeichnet worden (vgl. auch die endophyten Algen mancher Muscineen und bei Azolla).

Anhangsweise mögen hier auch die Palmellaceen kurz erwähnt sein, eine betreffs ihres Entwicklungsganges wenig bekannte Algengruppe, zu der man als besondere Gattungen oder Species auch die den Palmellen ähnlichen Entwicklungszustände von Confervoideen und Volvocineen gestellt hat. Von den Protococcaceen, mit deren einfacheren Formen die einfachen Palmellaceen Ähnlichkeit haben, unterscheiden sie sich durch die Vergallertung ihrer Membranen und dadurch, dass die Zellen sich durch Zweitheilung vermehren. Hierher gehören z. B. Pleurococcus (vgl. die Volvocineen), Palmella, Hydrurus (aus verästelten, in Gebirgsbächen wachsenden, schleimigen Strängen bestehend) u. a.

4. Confervoideen.

Unter dem Namen Confervoideen oder Confervaceen wird eine, größtentheils aus Süßwasseralgen bestehende Abtheilung zusammengefasst, deren Thallus entweder ein Zellfaden oder eine Zellfläche ist. Letzteres ist der Fall bei den Ulvaceen, bei welchen der Thallus entweder eine einfache (Monostroma) oder doppelte (Ulva) Zellschicht von oft sehr bedeutendem Umfang bildet. Häufig weichen dabei die beiden Zellschichten auseinander, so dass der Thallus hohl wird (Enteromorpha). Bei den andern Chlorosporeen ist der Thallus dagegen eine einfache oder verzweigte Zellreihe, vereinigen sich eine Anzahl von dicht neben einander wachsen-

den Zellfäden mit einander, wie bei Coleochaete, so kommt dadurch ein scheibenförmiger, an seinem Rande wachsender Thallus zu Stande. Viele der hierher gehörigen Formen (z. B. Stigeoclonium, Ulothrix, Ulva etc.) zeigen die eigenthümliche Erscheinung, dass ihr Thallus entweder in einzelne, der Algengattung Protococcus gleichende Zellen zerfällt, oder dass die Zellen unter starker Vergallertung ihrer Membranen kugelig anschwellen und sich von einander isoliren, und so in einen Palmella ähnlichen Zustand[1]) gerathen. Die so isolirten, in Gallerte eingebetteten Zellen vermehren sich durch Theilung. Aus ihnen geht aber, wenn wir z. B. den Palmellaceenzustand von Stigeoclonium ins Auge fassen, nicht direkt ein neues Stigeocloniumexemplar hervor, sondern sie produciren Schwärmsporen, die dann zu neuen Stigeoclonien heranwachsen. Zoosporen als ungeschlechtliche Propagationsorgane finden sich bei sämmtlichen genauer bekannten Angehörigen dieser Gruppe, wenn sie auch bei manchen (Sphaeroplea) nur bei der Oosporenkeimung auftreten.

Die Erscheinungen der geschlechtlichen Fortpflanzung sind noch nicht bei allen Confervaceen bekannt. Bei den einen bestehen sie in der Paarung gleichgestalteter Zoosporen (Gameten), es findet hier also eine isogame Vereinigung von Gameten statt, bei den andern sind die Gameten differenzirt in einen kleineren männlichen Schwärmer oder Spermatozoid, und in eine größere, nicht schwärmende weibliche Zelle, das Ei, welche in einer Zelle des sie erzeugenden Fadens die Befruchtung erwartet und durch dieselbe zur Oospore wird. Beiderlei Befruchtungsarten können sich auch hier innerhalb einer und derselben Unterabtheilung finden, bei den Ulothrichaceen z. B. ist die Gattung Ulothrix isogam, Cylindrocapsa oogam.

Es gehören zu dieser Gruppe eine große Anzahl von Süßwasseralgen, und zwar die verbreitetsten und auffälligsten Formen derselben. Sie besitzt offenbar nahe verwandtschaftliche Beziehungen zu den Siphoneen einerseits und den Conjugaten andrerseits. Die von Schmitz als Siphonocladiaceen bezeichnete Gruppe, zu der auch die gemeine Süß- und Meereswasseralge Cladophora, gehört, vermittelt den Übergang zu den Siphoneen, mit denen sie die Struktur ihres Plasmakörpers, dem zahlreiche kleine Zellkerne eingestreut sind, theilen. Sie unterscheiden sich von denselben aber dadurch, dass der Thallus hier durch Zellwände reichlich gegliedert ist. Die Fähigkeit des Thallus in einzelne Protococcusähnliche Zellen zu zerfallen und in diesem Zustand zu vegetiren, erinnert ferner an die Protococcaceen, von denen Hydrodictyon z. B. auch eine ähnliche Zellstruktur wie Cladophora besitzt. Die Ähnlichkeit mit den Conjugaten ist mehr eine habituelle, es nehmen die ersteren wie erwähnt eine gewisse Sonderstellung im Algensysteme ein, wenngleich dieselbe nicht so weit geht, wie bei den Characeen.

---

1) Cienkowski, über den Palmellaceen-Zustand von Stigeoclonium, Bot. Zeit. 1876.

Im Folgenden sollen einige Familien als Beispiele für den Entwicklungsgang der Chlorosporeen geschildert werden.

a) Ulothrichaceen. Die Ulothrichaceen bestehen aus unverzweigten Zellfäden, jede Zelle besitzt ein gürtelförmiges Chlorophyllband. — Die Gattung Ulothrix[1]) selbst besitzt isogame, Cylindrocapsa oogame Befruchtung.

Ulothrix besitzt zweierlei Schwärmsporen: kleine mit zwei Cilien versehene (Mikrozoosporen, welche Gameten sind), und größere, ungeschlechtliche mit vier Cilien versehene, die Makrozoosporen. Die letzteren entstehen zu eins, zwei oder vier aus dem Plasmainhalt einer Fadenzelle, die sie durch ein Loch in den Membran der letzteren verlassen, eingeschlossen in eine Blase, die innerste Membranschicht der Mutterzelle. Vier Zoosporen z. B. entstehen durch successive Zweitheilung des Plasmakörpers, wobei die centrale Vakuole derselben als hyaline Blase zurückbleibt, wie in vielen ähnlichen Fällen. Nach Zerfließen der Umhüllungsblase werden die Zoosporen frei; es sind birnförmige Körper, an deren farblosem, zugespitzten bei der Bewegung vorausgehenden Ende vier Cilien inserirt sind, während seitlich sich ein rother Punkt, der sog. Augpunkt, findet. — Zur Ruhe gekommen setzen sich die Zoosporen mit ihrem farblosen Ende fest, umgeben sich mit einer Membran und wachsen zu einem neuen Ulothrixfaden aus. — Die geschlechtlichen Schwärmsporen, die Gameten, sind einander gleichgestaltet, sie besitzen nur zwei Cilien. Sie kopuliren paarweise, indem sie sich zuerst mit den Cilien verwickeln, dann neben einander legen und — zuerst mit den hyalinen Schnäbeln — verschmelzen. Die so entstandene Zygospore schwärmt noch eine Zeitlang mit vier Cilien, zur Ruhe gekommen umgiebt sie sich mit einer Membran und macht nun einen Ruhezustand durch, während dessen sie sich bedeutend vergrößert. — In der nächsten Vegetationsperiode geht aus den Zygosporen dann eine Anzahl von Schwärmsporen hervor, deren Austritt aus der Zygospore noch nicht beobachtet worden ist. Die Gameten von Ulothrix vermögen auch ohne Kopulation zu keimen, in derselben Weise wie die Makrozoosporen, nur geben sie etwas schmächtigere Pflänzchen. Die Geschlechtsdifferenz ist hier also noch nicht scharf ausgeprägt. Die ebenfalls hierhergehörige Cylindrocapsa[2]) hat oogame Befruchtung; in einer kugelförmig aufgeblasenen Fadenzelle gestaltet sich der Inhalt zum Ei, durch eine Öffnung in der Membran gelangen zu demselben die kleinen, röthlich gefärbten männlichen Schwärmer und vollziehen die Befruchtung, ohne Zweifel indem ein resp. mehrere männliche Schwärmer (Spermatozoid) mit dem Ei verschmilzt. Einen ganz ähnlichen Befruchtungsmodus hat die folgende nur aus einer Gattung und einer Species bestehende Gruppe; sie wird repräsentirt durch

b) Sphaeroplea annulina[3]). Sie besteht im vollständig entwickelten Zustand aus cylindrischen Fäden, welche durch Querwände in sehr lange Glieder getheilt sind, deren grünes Protoplasma Reihen von großen Vakuolen einschließt und so gürtelartige Ringe bildet. Die Zellen sind unter einander im vegetativen Zustand völlig gleichwerthig, erst bei Eintritt der sexuellen Fortpflanzung tritt ein Unterschied insofern hervor, als die einen Zellen ausschließlich Spermotozoiden, die anderen Oosphaeren bilden; die letzteren entstehen in größerer Zahl innerhalb einer Zelle, indem der Inhalt nach verschiedenen vorläufigen Veränderungen in mehrere kugelige Portionen zerfällt, an deren jeder ein hyaliner Fleck vorhanden ist. Die Spermatozoiden entstehen in außerordentlich großer Zahl ebenfalls durch Theilung des gesammten Inhalts einer Zelle, der vorher eine gelblich braune Färbung angenommen hat. In beiden Arten von Geschlechtszellen werden

---

1) Dodel-Port, die Kraushaar-Alge, Ulothrix zonata und ihre geschlechtliche Fortpflanzung in Pringsheim's Jahrb. für wissensch. Bot. X. p. 142.

2) Cienkowski, zur Morphologie der Ulothricheen, Melanges biologiques de l'acad. de St. Pétersbourg. T. IX. p. 531.

3) Cohn, Ann. d. sc. nat. 4ème série. T. V. 1856. p. 287.

an der festen Wand durch Resorption zahlreiche Löcher gebildet, durch welche einerseits die Spermatozoiden austreten, um dann massenhaft in diejenigen Zellen einzudringen, in welchen die Oosphaeren liegen. Der äußeren Form nach sind also die Antheridien und Oogonien einander gleich, ihre Oosphaeren und Spermatozoiden aber sehr verschieden; die letzeren sind gestreckt, keulenförmig, am spitzen Ende mit zwei Cilien versehen. — Die befruchteten Oosphaeren umgeben sich mit dicker warziger Haut, ihr Inhalt färbt sich ziegelroth, und erst in der nächsten Vegetationsperiode beginnt die weitere Entwicklung, indem sich der rothe Inhalt in eine größere Zahl von Primordialzellen theilt, welche aus der Oospore austreten, mit zwei Cilien schwärmen und, nachdem sie zur Ruhe gekommen sind, keimen. Hierbei wächst die anfangs kurz spindelförmige Zelle hinten und vorn zu einem Schlauche aus, an welchem Vorderende und Hinterende einander vollkommen gleich sind, ein Gegensatz von Basis und Scheitel tritt hier also nicht hervor. Nachdem der Körper beträchtlich gewachsen ist, treten die Quertheilungen ein, es entsteht ein aus gleichartigen Gliedern zusammengesetzter Faden. Die Bildung von (ungeschlechtlichen) Schwärmsporen mit Ausnahme der aus den Oosporen entstehenden, ist für Sphaeroplea nicht bekannt.

c) Die Oedogonieen[1]) umfassen gegenwärtig nur die beiden Gattungen Oedogonium und Bulbochaete, deren, bei Oedogonium sehr zahlreiche, Species in süßen Gewässern verbreitet, mit dem Haftorgan des unteren Endes festen Körpern, meist submersen Pflanzentheilen, angeheftet sind. Der Thallus besteht aus unverzweigten (Oedogonium) oder verzweigten (Bulbochaete) Fäden, deren Glieder durch intercalares Wachsthum sich vermehren, während die Endzellen sich bei Bulbochaete in hyaline Borsten verlängern. Das Längenwachsthum der cylindrischen Gliederzellen wird durch Bildung eines ringförmigen Zellstoffwulstes auf der Innenseite der Zelle (*w* Fig. 20), dicht unterhalb ihrer oberen Querwand, eingeleitet; die Haut reißt an dieser Stelle ringförmig quer ein, worauf der Zellstoffring sich ausdehnt und so der Zelle eine breite Querzone eingesetzt wird (w_1 Fig. 20 *B*); der Vorgang wiederholt sich immer unmittelbar unterhalb des älteren, sehr kurzen oberen Zellstückes, so dass diese Stücke kleine Vorsprünge bilden (*c* Fig. 20 *A*), dem oberen Ende der betreffenden Zelle das Ansehen geben, als ob es aus übereinander gestülpten Kappen bestände, während das untere Ende der betreffenden Zellen in einer langen Scheide (dem unteren alten Zellhautstück) zn stecken scheint. Dieser untere Theil einer sich verlängernden Zelle wird jedesmal durch eine Querwand von dem oberen, Kappen tragenden Stück abgegliedert. Bei Bulbochaete ist das Wachsthum sämmtlicher Sprosse, auch der ersten aus der Spore hervorgehenden und somit auch die Zellvermehrung, auf die Theilung ihrer Basalzelle beschränkt, wobei die Zellen eines jeden Sprosses zugleich als Basalzellen des auf ihnen stehenden Seitensprosses zu betrachten sind. Die Zellen enthalten Chlorophyllkörner und je einen Zellkern in einem protoplasmatischen Wandbeleg. — Sowohl die Schwärmsporen wie auch

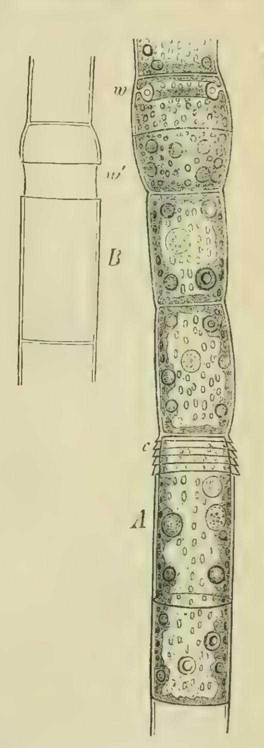


Fig. 20. Fadenstücke eines Oedogoniums: bei *w* der Zellstoffwulst, welcher in der Fig. *B* zu dem Membranstück w_1 ausgezogen ist. *c* die »Kappen« d. h. die vorspringenden Reste der früheren, jeweil über dem Wulste ringförmig gespaltenen Membranen.

1) Pringsheim: Morphologie der Oedogonieen in Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. I. — De Bary, über die Algengattungen Oedogonium und Bulbochaete. 1854. — Juranyi, Beiträge zur Morphol. d. Oedogonieen. Pringsheim's Jahrb. Bd. IX.

die Oogonien und Antheridien entstehen aus den Gliederzellen der Fäden, die nur bei der Oogonienbildung stark und mehr oder weniger kugelig anschwellen. — Aus den längere Zeit ruhenden Oosporen werden sofort mehrere Schwärmsporen (meist vier) gebildet, welche ungeschlechtliche d. h. schwärmsporenbildende Pflanzen erzeugen, aus denen abermals solche hervorgehen, bis die Reihe derselben durch eine Geschlechtsgeneration (mit Oosporenbildung) geschlossen wird; aber auch die Geschlechtspflanzen, besonders die weiblichen, erzeugen nebenbei Schwärmsporen. Die Geschlechtspflanzen

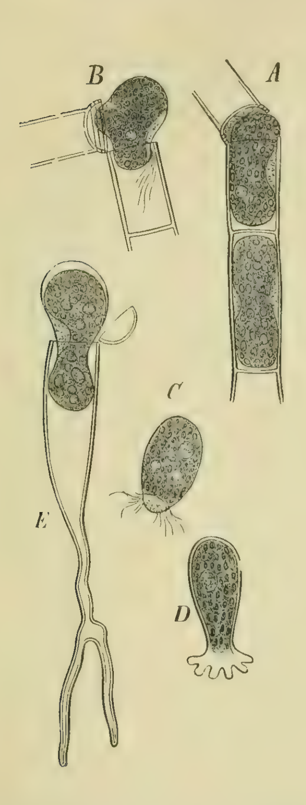


Fig. 21. Oedogonium, Entwicklung der Schwärmsporen (Zoogonidien) (nach Pringsheim; 350mal vergr.). *A*, *B* aus einem älteren Faden entstehend, *C* freie Schwärmspore; Bewegung; *D* beginnende Keimung desselben; *E* eine Schwärmspore aus dem ganzen Inhalte eines Schwärmsporenkeimlings gebildet.

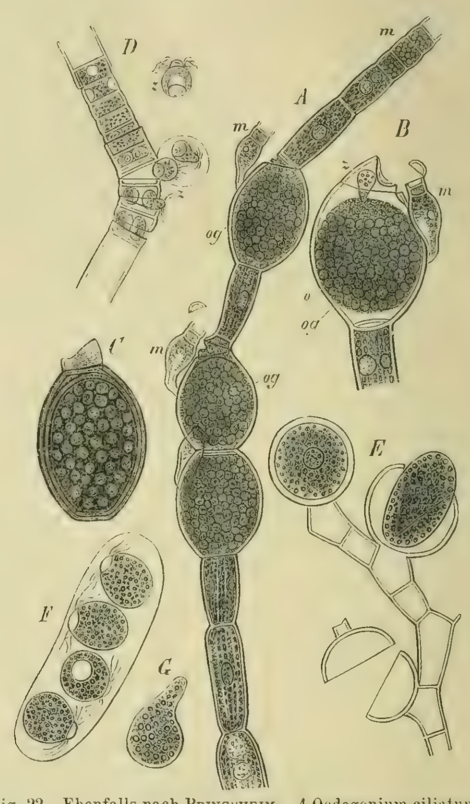


Fig. 22. Ebenfalls nach Pringsheim. *A* Oedogonium ciliatum, mittlerer Theil eines geschlechtlichen Fadens (250) mit Antheridium *m* am oberen Ende, zwei befruchteten Oogonien *og*, nebst den Zwergmännchen *m*; *B* Oogonium von Oed. ciliatum im Augenblick der Befruchtung, *o* die Befruchtungskugel, *z* das Spermatozoid im Begriff einzudringen, *m* Zwergmännchen; *C* reife Oospore derselben Pflanze. — *D* Stück des männlichen Fadens von Oed. gemelliparum, *z* Spermatozoiden. — *E* Ast eines überwinterten Pflänzchens von Bulbochaete intermedia, oben mit einem die Spore noch enthaltenden und einem sie eben entlassenden Oogonium, unten entleertes Oogonium; *F* die vier Zoogonidien aus einer Oospore entstanden; *G* zur Ruhe gekommene Zoogonidien aus einer Oospore.

sind entweder monöcisch oder diöcisch; bei vielen Arten bildet die weibliche Pflanze besondere Androsporen, aus denen sehr kleine männliche Pflanzen (Zwergmännchen) hervorgehen, dasselbe geschieht aber auch bei O. diplandrum, wo aus rein männlichen Pflanzen Androsporen hervorgehen. — Es können mehrere Generationscyklen oder nur einer in einer Vegetationsperiode vollendet werden. — Die Schwärmsporen entstehen in gewöhnlichen Gliederzellen (zuweilen schon in der ersten Zelle Fig. 21 *E*) durch

Contraktion des gesammten Protoplasmakörpers derselben; sie werden aus der Mutterzelle frei, indem die Haut durch einen Querriss in zwei sehr ungleiche Hälften (wie bei der Zelltheilung) aufklappt (Fig. 21 *A*, *B*, *E*). Sie sind anfangs noch von einer hyalinen Blase umgeben. Die Schwärmspore ist unter ihrem hyalinen, beim Schwärmen vorderen Ende von einem Kranze zahlreicher Cilien umgeben. Dieses Ende ist in der Mutterzelle seitlich gelegen und wird nach beendigter Bewegung zum unteren, anhaftenden Ende, welches in ein Rhizoid auswächst. Die Wachsthumsrichtung der neuen Pflanze steht also auf der Mutterzelle senkrecht. — Die Spermatozoiden sind den Schwärmsporen ähnlich gestaltet, aber viel kleiner als diese (Fig. 22 *B*, *z*), sie bewegen sich auch wie jene mit Hülfe eines Cilienkranzes. Die Mutterzellen der Spermatozoiden sind Gliederzellen, aber kürzer und weniger reich an Chlorophyll als die vegetativen Gliederzellen; sie liegen einzeln oder mehrere (bis zwölf) über einander im Faden. Bei den meisten Arten theilt sich jede solche Mutterzelle (Antheridiumzelle) in zwei gleiche Specialmutterzellen, deren jede ein Spermatozoid erzeugt; durch Aufklappen der Mutterzelle (ähnlich wie bei Schwärmsporen) werden sie entlassen (Fig. 22 *D*). Die Androsporen, aus denen die Zwergmännchen entstehen, werden aus ähnlichen Mutterzellen (ohne Bildung von Specialmutterzellen), wie die Spermatozoiden, erzeugt; sie setzen sich nach dem Schwärmen auf einer bestimmten Stelle der weiblichen Pflanze, auf dem Oogonium oder neben diesem fest, um nach ihrer Keimuug sofort die Antheridiumzellen und in diesen die Spermatozoiden zu erzeugen (Fig. 22 *A*, *B*, *m*, *m*). — Das Oogonium entwickelt sich immer aus der oberen Tochterzelle einer eben getheilten vegetativen Zelle des Fadens, indem jene gleich nach der Theilung kugelig oder eiförmig anschwillt; bei Bulbochaete ist das Oogonium immer die unterste Zelle eines Fruchtastes, was bei dem oben genannten Wachsthumsgesetze derselben die eben genannte Regel nicht aufhebt, insofern die Mutterzelle eines Astes zugleich als dessen Basalzelle fungirt; das Oogonium von Bulbochaete ist niemals die erste Zelle eines Astes, da diese immer als Borste sich ausbildet. Das Oogonium füllt sich zunächst stärker als die übrigen Zellen mit Inhaltsstoffen an; unmittelbar vor der Befruchtung zieht sich der Protoplasmakörper zusammen und bildet, ähnlich wie bei Vaucheria, die Befruchtungskugel, in deren Innerem die Chlorophyllkörner dicht zusammengedrängt sind; die der Öffnung des Oogoniums zugekehrte Stelle der Kugel besteht bloß aus hyalinem Protoplasma, es befindet sich hier der Befruchtungsfleck. Die Öffnung des Oogoniums erfolgt auf verschiedene Weise; bei manchen Arten von Oedogonium und allen Bulbochaeteen erhält die Haut desselben seitlich ein ovales Loch, aus welchem sich der farblose Theil der Oospore papillenartig hervordrängt, um das Spermatozoid in sich aufzunehmen. Bei einigen Oedogonien (Fig. *A*, *B*) klappt dagegen die Oogonienzelle, ähnlich wie bei dem Entlassen der Schwärmsporen, auf, die sonst gerade Zellreihe des Fadens erscheint dann also an dieser Stelle gebrochen. An dem seitlichen Spalt tritt farbloser Schleim hervor, der sich unter den Augen des Beobachters zu einem offenen schnabelartigen Kanal gestaltet (*B*, neben *z*), durch welchen das Spermatozoid eintritt; es vermischt sich mit dem hyalinen Theil des Protoplasmas der Eikugel, indem die beiden Plasmakörper (und jedenfalls auch die Zellkerne) sich vereinigen. Bei Oedog. diplandrum machen die großen Spermatozoiden amoeboide Bewegungen, kriechen auf dem Oogonium umher, bis sie den Kanal erreichen, in den sie nun langsam hineinkriechen. — Unmittelbar nach der Befruchtung umkleidet sich die Eikugel mit einer Haut, die sich später gleich dem Inhalt braun färbt, bei Bulbochaete wird der Inhalt der so gebildeten Oospore allein schön roth. Die Oospore bleibt in der Haut des Oogoniums eingeschlossen; dieses trennt sich von den Nachbarzellen des Fadens ab und sinkt zu Boden, wo die Oospore ihre Ruheperiode überdauert. — Wenn sie zu neuer Thätigkeit erwacht, was noch innerhalb der Vegetationsperiode der Fall sein kann, in welcher sie gebildet wurde, so wächst sie nicht selbst zu einer neuen Pflanze aus, sondern der Oosporeninhalt tritt aus der äußern Membran hervor und theilt sich, von einer gallertigen Haut umhüllt, in vier Schwärmsporen, die nach der Auflösung der

Umhüllung der Oospore frei werden und umherschwärmen. Zur Ruhe gekommen wächst jede zu einer neuen Pflanze aus.

d) Die Coleochaeten[1]) unterscheiden sich von den bisher betrachteten Confervaceen durch die Bildung ihres Oogoniums und ihre eigenthümliche an die der Florideen erinnernde Fruchtbildung. Der Eingang zur Eizelle wird nämlich hier nicht wie bei Oedogonium und Vaucheria durch einen kurzen Schnabel, sondern durch einen langen haarförmigen oben offenen Fortsatz des Oogoniums vermittelt. Die Befruchtung geschieht durch Spermatozoiden, die aus besonderen kleinen Zweigen oder aus getheilten Gliederzellen entstehen. Die Oospore wird von Zweigschläuchen umrindet (wie das Cystokarp vieler Florideen, s. diese) und tritt so in den Ruhezustand ein. In der nächsten Vegetationsperiode wird sie durch Fächerung ihres Innenraumes zu einem parenchymatischen Zellkörper, aus dem zahlreiche Schwärmsporen hervorgehen, aus jeder Zelle eine.

Die Coleochaeten sind kleine (1—2 mm große), aus verzweigten Zellreihen sich aufbauende, chlorophyllgrüne Süßwasseralgen, welche in stehenden und langsam fließenden Gewässern, auf untergetauchten Pflanzentheilen (z. B. Equiseten) festsitzend, kreisrunde, dicht anliegende Scheiben oder polsterartige Stöcke bilden; ihr Chlorophyll nimmt die Form wandständiger Platten oder größerer Klumpen an; den Namen Coleochaete

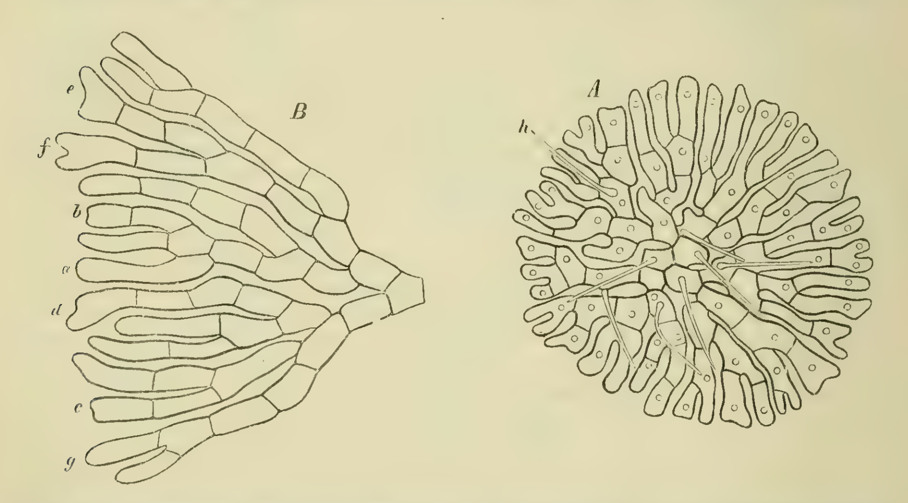


Fig. 23. *A* Coleochaete soluta, eine ungeschlechtliche Pflanze (250mal vergr.); *B* Stück einer solchen Scheibe. Die Buchstaben *a—g* zeigen die fortschreitende Dichotomie der Endzellen. (Nach Pringsheim).

(Scheidenhaar) verdankt die Gattung dem Umstande, dass gewisse Zellen des Thallus seitliche, in engen Scheiden steckende farblose Borstenhaare bilden (Fig. 23 *A*, *h*). Vergleicht man die Wachsthumsverhältnisse der verschiedenen Arten, so zeigen sich zwei extreme Fälle, verbunden durch Übergangsformen: das eine Extrem bildet C. divergens, die sich aus der Spore entwickelnd zunächst kriechende, unregelmäßig verzweigte, gegliederte Fäden erzeugt, aus denen aufsteigende, ebenfalls unregelmäßig verzweigte gegliederte Äste entspringen; der ganze Thallus nimmt keine bestimmte Form an; bei C. pulvinata dagegen bildet er ein halbkugeliges Polster; die aus der Keimung hervorgehenden Zellfäden verzweigen sich in einer Ebene ziemlich unregelmäßig, aber ungefähr eine Scheibe bildend; von ihnen aus erheben sich aufstrebende, gegliederte, verzweigte

---

1) Pringsheim, Beiträge zur Morphologie und Systematik der Algen III. die Coleochaeten. Jahrb. f. wiss. Bot. II. Bd.

Äste, welche das Polster bilden; bei den folgenden Arten unterbleibt nun die Bildung aufstrebender Äste, aber die der Unterlage angeschmiegten bilden eine mehr oder minder regelmäßige Scheibe; bei C. irregularis kommt diese dadurch zu Stande, dass unregelmäßige, in einer Ebene liegende Verzweigungen nach und nach alle Zwischenräume erfüllen, bis eine fast lückenlose Zellschicht entsteht; bei Coleochaete soluta (Fig. 23) beginnt dagegen an den beiden ersten Tochterzellen der keimenden Spore eine dichotomische Verzweigung mit entsprechender Zelltheilung derart, dass schon frühzeitig eine geschlossene Scheibe von radialen Gabelzweigen entsteht, die entweder locker neben einander liegen oder seitlich dicht zusammenschließen. Während bei den vorigen Arten die Zweige seitlich aus Gliederzellen hervortreten, niemals aber aus der Endzelle eines Astes, ist bei C. soluta mit dem regelmäßigen, scheibenförmigen, centrifugen Wuchs bereits die Dichotomie eingetreten; die höchste Ausbildung erreicht dieses Verhalten bei C. scutata: die aus der Keimung hervorgehenden ersten Zellen bleiben hier von Anfang an seitlich verbunden, bilden nicht isolirte Zweige; die einmal angelegte kreisrunde Scheibe wächst an Umfang sich vergrößernd fort, indem die Randzellen durch radiale und tangentiale Wände sich theilen; im Grunde ist dieses Wachsthum zurückzuführen darauf, dass die seitlich verbundenen ersten Zweige radial mit gleicher Geschwindigkeit fortwachsen und sich durch Querwände (hier tangentiale) gliedern, während die Verbreiterung der Endzelle jeder Radialreihe mit der darauf folgenden Radialtheilung einer Dichotomie entspricht. Das bei den vorigen Arten herrschende Gesetz, dass nur die Endzelle eines Zweiges durch Querwände getrennt wird, nimmt bei C. scutata den Ausdruck an, dass hier nur die Randzellen der Scheibe durch tangentiale Wände getheilt werden. Die Fortpflanzung der Coleochaeten wird durch ungeschlechtliche Schwärmsporen und durch geschlechtlich erzeugte, ruhende Oosporen bewirkt. Die Oosporen erzeugen nicht sofort neue Pflanzen, sondern mehrere Schwärmsporen. Es findet folgender Generationswechsel statt: die ersten Schwärmsporen, welche im Frühjahr bei beginnender Vegetation aus den Zellen der vorjährigen Oosporenfrüchte hervortreten, erzeugen nur ungeschlechtliche Pflanzen, also solche, die nur Schwärmzellen bilden; erst nach einer verschieden langen Reihe ungeschlechtlicher Generationen entsteht eine geschlechtliche Generation, die entweder monöcisch oder diöcisch sein kann (je nach der Species). Durch die Befruchtung wird in den Oogonien, welche sich mit einer eigenthümlichen Rindenzellschicht bekleiden, e i n e Oospore erzeugt, welche sich selbst wieder in eine parenchymatische Frucht umbildet, aus deren Zellen in der nächsten Vegetationsperiode die ersten Schwärmsporen hervorkommen (Pringsheim).

Die Schwärmsporen (Fig. 24 *D*) können in allen vegetativen Zellen der Coleochaeteen entstehen, bei C. pulvinata vorzugsweise aus den Endzellen der Zweige; sie bilden sich immer aus dem ganzen Inhalt der Mutterzelle und entweichen durch ein rundes Loch in der Haut derselben.

Das O o g o n i u m ist immer die Endzelle eines Zweiges, bei C. scutata also die Endzelle einer radialen Reihe (Naegeli). Die Einzelnheiten seiner Ausbildung unterliegen, je nach dem Wuchs der Pflanze, manchen, wenn auch untergeordneten Modifikationen; wir betrachten zunächst eine Species, die C. pulvinata (Fig. 24), etwas genauer. Die Endzelle eines Zweiges schwillt an und verlängert sich zugleich in einen engen Schlauch (*og* links in *A*), der sich dann öffnet (*og''* rechts in *A*) und einen farblosen Schleim austreten lässt. Das chlorophyllhaltige Protoplasma des ausgebauchten Theils bildet den Eikörper, in welchem ein Zellkern sichtbar ist. Gleichzeitig entstehen an benachbarten Zellen die Antheridien, indem zwei bis drei Ausstülpungen (*an* in *A*) hervorwachsen, die sich durch Querwände abgliedern; jede so gebildete ungefähr flaschenförmige Zelle ist ein Antheridium, ihr gesammter Inhalt bildet ein Spermatozoid (*z*) von ovaler Form und mit zwei Cilien, welches sich wie eine Schwärmspore bewegt, dessen Eintritt in das Oogonium aber noch nicht beobachtet wurde. Die Wirkung der Befruchtung macht sich im Oogo-

nium indessen dadurch bemerklich, dass sich der Inhalt desselben mit einer eigenen Haut umgiebt, die Oospore wächst nun noch beträchtlich fort und zugleich beginnt ihre Umrindung (*r*), indem aus der Trägerzelle Zweige hervorwachsen (*A*, *og''*), welche sich ihr dicht anschmiegen; sie bilden ihrerseits Zweige, welche sich ebenfalls anschmiegen und quer theilen; auch Zweige anderer Äste legen sich an (*B*). Dies Alles geschieht im Mai bis Juli; während nun später die Inhalte der übrigen Zellen der Pflanze verschwinden, färben sich die Wände der Frucht tief dunkelbraun. Erst im nächsten Frühjahr beginnt die weitere Umbildung des Fruchtinhalts; durch succedane Zweitheilung bildet



Fig. 24. *A* Theil eines fruktificirenden Stockes von Coleochaete pulvinata (350); *B* reifes, berindetes Oogonium; *C* keimende Früchte von C. pulvinata, in deren Zellen die Schwärmsporen gebildet werden; *D* Schwärmsporen. (*B—D* 280mal vergr.). Nach Pringsheim.

sich ein parenchymatisches Gewebe; die Rinde wird gesprengt und abgeworfen (Fig. 24 *C*), aus jeder Zelle der Frucht entsteht eine gewöhnliche Schwärmzelle, aus dieser eine ungeschlechtliche Pflanze. — Von diesen Vorgängen weicht C. scutata (die am meisten abweichende) nur insofern ab, als hier die sich berindenden Oogonien in der Fläche der Scheibe liegen und die Antheridien durch Viertheilung von Scheibenzellen entstehen.

Auf verschiedene verwandtschaftliche Beziehungen zwischen den Coleochaeteen mit den Florideen und Characeen hat schon Pringsheim l. c. hingewiesen.

Im Anschluss an die Confervaceen sollen noch die Conjugaten und Characeen geschildert werden.

Anhang.

a) Die **Conjugaten**[1]) bestehen aus Zellen mit begrenztem Wachsthum, die sich wiederholt und unbegrenzt durch Zweitheilung vermehren; die so entstandenen Zellen leben entweder ganz frei oder bleiben reihenweise verbunden. Sehr auffallende Formen zeigt das Chlorophyll, welches wandständige Bänder, axile Platten oder strahlige, paarweis vorhandene Körper bildet. — Die Kopulation wird von den gewöhnlichen vegetativen Zellen ausgeführt, deren Inhalte in verschiedener Weise verschmelzen, worauf sich der conjugirte Körper mit neuer Zellhaut umgiebt und eine Zygospore darstellt, welche erst nach längerer Ruhe keimt und in ihrer Form von den vegetativen Zellen wesentlich verschieden ist. Brutzellen werden nicht gebildet. Die hierhergehörigen Formen sind sämmtlich Süßwasseralgen.

1) de Bary, Untersuchungen über die Familie der Conjugaten, Leipzig 1858.

De Bary unterscheidet folgende drei resp. zwei Familien:

1) Die *Mesokarpeen* bestehen aus cylindrischen gegliederten Fäden mit axiler Chlorophyllplatte, welche longitudinal neben einander liegende Kopulationsfortsätze einander entgegen treiben oder mit knieförmig gekrümmten Stellen einander berühren und durch Resorption der sich berührenden Wandstellen einen breiten Kopulationskanal bilden, in welchem das Protoplasma der beiden conjugirenden Zellen sich sammelt, worauf durch zwei oder vier Querwände der Kopulationsraum abgegrenzt wird und sich zu einer Zygospore ausbildet. Diese Form der Zygosporenbildung erinnert deutlich an ähnliche Vorgänge bei den Zygomyceten (s. d.). Durch Keimung der Zygospore entsteht sofort wieder

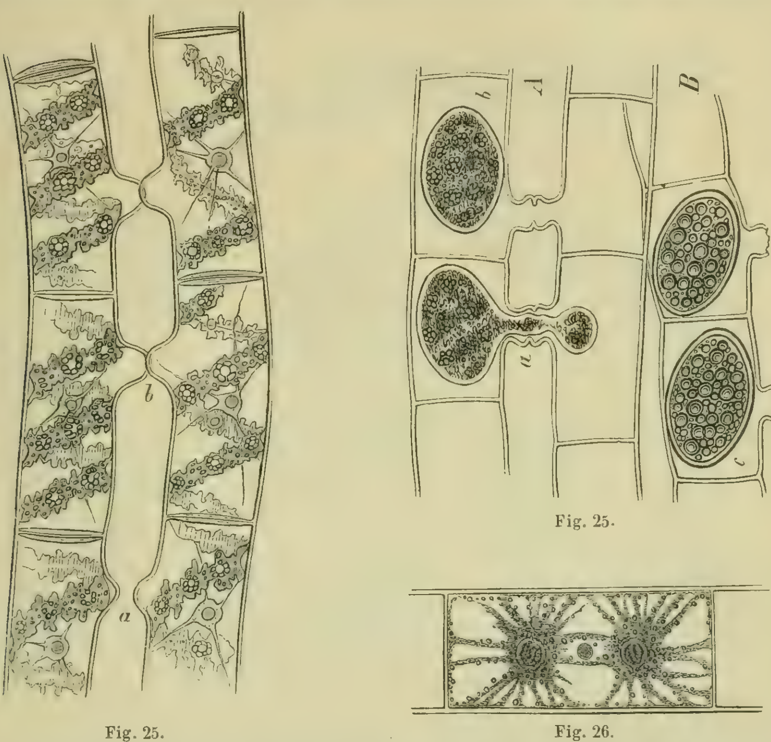


Fig. 25. Spirogyra longata. Links einige Zellen zweier sich zur Kopulation vorbereitender Fäden, sie zeigen die schraubenförmig gewundenen Chlorophyllbänder, in denen an verschiedenen Stellen kranzartige Anordnungen von Stärkekörnern liegen, außerdem sind kleine Öltröpfchen in ihnen vertheilt. Der Zellkern jeder Zelle ist von Plasma umgeben, von welchem aus Fäden zur Zellwand gehen. Bei *b* Vorbereitungen zur Kopulation. Rechts *A* in Kopulation begriffen, bei *a* schlüpft der Plasmakörper der einen Zelle soeben hinüber in die andere, bei *b* haben sich die beiden Plasmakörper schon vereinigt, in *B* sind die jungen Zygosporen schon mit einer Haut umkleidet. — Fig. 26. Eine Zelle von Zygnema cruciatum mit zwei sternförmigen Chlorophyllkörpern, sie sind durch eine farblose Plasmabrücke verbunden, in der der Zellkern liegt.

ein gegliederter Faden, dessen in der Spore verbleibendes Ende die Basis, das austretende den Scheitel des Fadens darstellt, ohne dass dieser Gegensatz jedoch später festgehalten wird, da alle unter sich gleichartigen Zellen durch Wachsthum und Quertheilung sich vermehren. Hierher gehören die Gattungen Mesokarpus, Craterospermum, Staurospermum.

2) Die *Zygnemeen* bestehen ebenfalls aus cylindrischen gegliederten Fäden mit schraubigen oder geraden, wandständigen Chlorophyllbändern oder paarigen Chlorophyllsternen (Fig. 26). Zum Zweck der Kopulation legen sie sich longitudinal zusammen, die einzelnen Glieder der beiden Fäden treiben Kopulationsfortsätze einander entgegen (vergl. Fig. 25), bis diese sich berühren und durch Auflösung der Berührungsstelle der

Wand einen ziemlich engen Kanal bilden. Da gewöhnlich gleichzeitig zahlreiche Zellen eines Fadens kopuliren, so bilden sie zusammen ein leiterförmiges Gebilde, an welchem die Kopulationskanäle die Leitersprossen darstellen. Nach Herstellung des Kopulationskanales contrahiren sich die Protoplasmakörper beider Zellen, der eine gleitet durch den Kanal zum anderen hinüber und verschmilzt mit ihm zu einer gerundeten Zygospore, welche mit dicker mehrschaliger Haut in der viel weiteren Mutterzellhaut liegen bleibt, und welche erst nach langer Ruheperiode keimt, Fig. 27; auch hier macht sich anfangs ein Gegensatz von Basis und Scheitel an der Keimpflanze geltend, der aber später ebenfalls verwischt wird, indem alle Zellen während der Vegetationszeit sich gleichartig verhalten. Hierher gehören die Gattungen Zygnema, Spirogyra, Mougeotia, Sirogonium, Zygogonium.

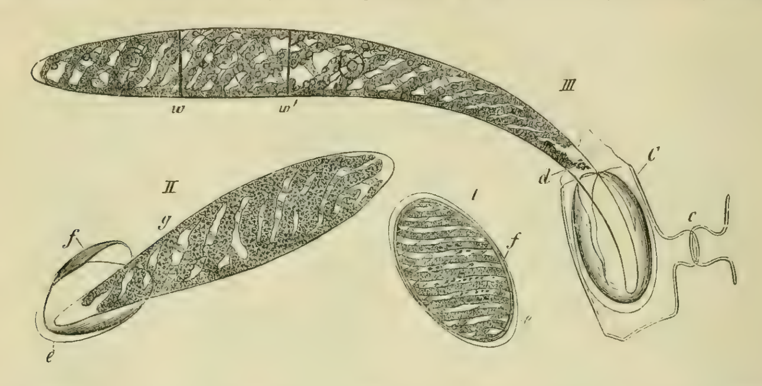


Fig. 27. Keimung von Spirogyra jugalis (nach PRINGSHEIM in Flora 1852 Nr. 30): *I* ruhende Zygospore, *II* beginnende Keimung derselben, *III* weiter entwickelte Keimpflanze aus einer Zygospore, die in der Fadenzelle *C* eingeschlossen war, an welcher noch der Kopulationsapparat zu sehen ist. — *e* äußere Zellstoffhaut der Spore, *f* gelblichbraune Hautschicht, *g* die dritte innerste Hautschicht der Spore, welche den Keimschlauch bildet. — *w w'* die ersten Querwände des Keimschlauchs, dessen hinteres Ende (*d*) in einen schmalen Fortsatz auswächst.

3) Die *Desmidieen*[1]) bestehen aus einzeln lebenden, seltener in leicht zerfallende Reihen und in Schlamm eingebetteten Zellen, welche cylindrisch oder spindelförmig sind, zuweilen mit hornartigen Fortsätzen versehen, in anderen Fällen von kreisförmigem oder elliptischem Gesammtumriss, durch eine tiefe Einschnürung in zwei symmetrische Hälften eingetheilt. Auch wo diese Einschnürung nicht vorkommt, ist der Chlorophyllkörper im Innern der Zelle symmetrisch halbirt oder die Symmetrie durch sogenannte Chlorophyllbläschen und die Vertheilung der Stärkekörner angedeutet. Dieser symmetrischen Bildung entsprechend findet die vegetative Vermehrung der Zellen (Individuen) dadurch statt, dass in der Symmetrieebene (respektive innerhalb der Einschnürung) eine Theilungswand entsteht, welche sich in zwei Lamellen spaltet, wodurch beide Hälften getrennt werden; durch Zuwachs an der Trennungsstelle wird ein symmetrisch ergänzendes Stück gebildet. Die Zygosporenbildung findet ähnlich wie bei den Zygnemeen statt; in den einfachsten Fällen jedoch, wie bei Cylindrocystis und Mesotaenium u. a., wo die kopulirenden Individuen sehr einfach geformt sind, erscheint die Kopulation ohne weiteres als eine Verschmelzung, ganz ähnlich wie bei der Paarung der Gameten von Pandorina etc. Die Zygospore keimt entweder unmittelbar oder ihr Inhalt bildet zwei oder vier Tochterzellen, deren jede die beschriebene vegetative Vermehrung einleitet.

Diese Vorgänge sollen nun an dem Beispiel von Cosmarium Botrytis nach DE BARY an Fig. 28 im Zusammenhang dargestellt werden. Die Zellen leben vereinzelt und

1) Zwischen Desmideen und Zygnemeen bestehen im Grunde keine andern als Habitusunterschiede, und auch diese nicht bei allen Formen, die beiden Abtheilungen können deshalb eigentlich nicht von einander abgetrennt werden.

sind durch eine tiefe Einschnürung symmetrisch halbirt (Fig. *X*), dabei senkrecht auf die Einschnürungsebene zusammengedrückt (*I*, *a*); in jeder Zellhälfte sind zwei Amylonkörper und acht Chlorophyllplatten vorhanden, welche bogig und paarweise convergirend von zwei Vereinigungsstellen aus nach der Wand verlaufen. — Die Vermehrung der Zellen durch Theilung wird dadurch eingeleitet, dass die engste Stelle der Einschnürung sich etwas verlängert, wobei die äußere dickere Hautschicht durch einen Kreisriss sich öffnet; dadurch erscheinen die beiden Hälften der Zelle aus einander gerückt, durch einen kurzen Kanal verbunden, dessen Haut eine Fortsetzung der Innenhautschicht der Zellhälften ist; bald erscheint in dem Verbindungsstück eine Querwand, wodurch die Zelle in zwei Tochterzellen getheilt wird, deren jede eine Hälfte der Mutterzelle ist. Die Querwand, anfangs einfach, spaltet sich in zwei Lamellen, welche sich sofort gegen einander vorwölben (*IX*, *h*); jede Tochterzelle besitzt nun einen kleinen, gewölbten Auswuchs, der allmählich hervorwächst und die Form einer Zellhälfte annimmt, so dass nun jede Tochterzelle wieder aus zwei symmetrischen Stücken besteht (*X*); während die Wandung dieses Wachsthum erfährt, wächst auch der Chlorophyllkörper der alten

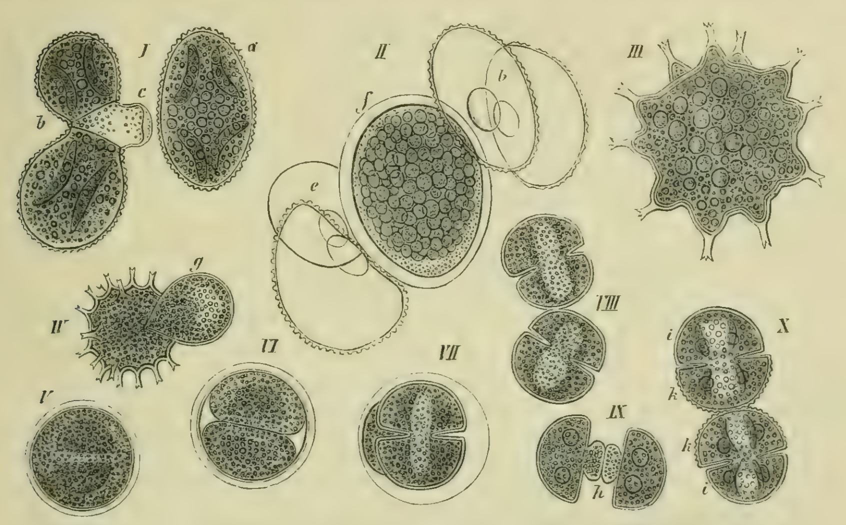


Fig. 28. Cosmarium Botrytis (nach DE BARY, l. c.); *I—III* 390mal, *IV—X* 190mal vergrößert.

Hälfte in die neu sich bildende Hälfte der Zellen hinein. Die beiden Amylonkörper der alten Zellhälften verlängern sich, schnüren sich ein, theilen sich je in zwei Körner, von den vier Körnern treten zwei in die zuwachsende Hälfte hinüber, und alle vier ordnen sich dann wieder in der früheren symmetrischen Weise an. — Die Kopulation findet zwischen paarweise, in gekreuzter Stellung (in weicher Gallerte eingeschlossen) liegenden Zellen statt (*I*). Jede der beiden Zellen treibt gegen die andere aus ihrer Mitte einen Kopulationsfortsatz (*I*, *c*), der sich mit dem anderen berührt; die Kopulationsfortsätze sind von einer zarten Haut umgeben, welche die Innenschicht der Zelle fortsetzt, deren derbe Außenschicht geplatzt ist (*I*, *c*). Beide Fortsätze schwellen zu einer halbkugeligen Blase an, berühren einander, bis die sie trennende Wand verschwindet, die Inhalte vereinigen sich in dem so gebildeten weiten Kanal, der Protoplasmakörper löst sich überall von der Zellhaut ab und zieht sich sphärisch zusammen. Der vereinigte Protoplasmakörper erscheint von einer zarten gallertartigen Haut umgeben (*II*, *f*), neben ihm liegen die entleerten Zellhäute (*II*, *e*, *b*). Die Zygospore rundet sich nun zu einer Kugel, ihre Haut bildet während des Reifens drei Schichten, eine äußere und innere

farblose Zellstoffschicht und eine mittlere, festere, braune. Diese schalige Haut wächst nun an mehreren Punkten in stachelartige Fortsätze aus, die anfangs hohl, später solid werden, und deren jeder am Ende noch einige kleinere Zähne erzeugt (*III*). Die Stärkekörner der kopulirten Zelle verwandeln sich in der Zygospore in Fett. — Die Keimung beginnt, indem die farblose Innenhaut aus einem breiten Riss der äußeren Schalen hervortritt (*IV*) und zunächst als zartwandige Kugel liegen bleibt, die an Größe die Zygospore selbst bedeutend übertrifft. Im Inhalte dieser Kugel (*V*) erkennt man zwei Chlorophyllmassen umgeben von fetthaltigem Protoplasma, sie waren schon vor ihrem Austritt aus der Sporenhaut erkennbar. Der sich contrahirende Inhalt umgiebt sich nun mit einer neuen Haut (*V*), von welcher sich die ältere als zarte Blase abhebt. Nach einiger Zeit schnürt sich der Protoplasmakörper durch eine Ringfurche ein und zerfällt in zwei Halbkugeln, deren jede einen der beiden Chlorophyllkörper enthält (*VI*). Jede Halbkugel bleibt zunächst nackt und schnürt sich abermals ein, diesmal jedoch schreitet die Einschnürung nicht bis zur Mitte, der Körper ändert noch sonst seine Form, und jede Hälfte der Keimzelle erscheint nun als eine symmetrisch halbirte Cosmariumzelle (*VII*), die sich mit einer eigenen Haut umgiebt; die Ebenen der Einschnürungen der beiden Keimzellen schneiden die Theilungsebene des Keimkörpers unter rechtem Winkel, sie selbst stehen ebenfalls senkrecht auf einander; die beiden Keimzellen liegen daher gekreuzt in der Mutterzelle. In jeder derselben ordnet sich nun der Inhalt in der oben beschriebenen Weise: die Mutterzellhaut löst sich auf, die Keimzellen treten aus einander. Alle diese Keimungsvorgänge werden in 1—2 Tagen vollendet. Die Keimzellen, deren Haut außen glatt ist, theilen sich nun in der gewohnten Weise, die neu zuwachsenden Hälften aber werden größer und außen rauh (*VIII, IX, X*); die vier Tochterzellen der zwei Keimzellen sind dann also von zweierlei Form: zwei derselben sind gleichhälftig, zwei ungleichhälftig; die letzteren liefern beständig aus Theilungen je eine gleichhälftige und eine ungleichhälftige, jene nur ungleichhälftige Zellen.

b) Die **Characeen**[1]) nehmen die höchste Stufe unter den grünen Algen ein und schließen sich keiner der Reihen derselben unmittelbar an. Nicht nur ist ihr Aufbau ein complicirter und reich gegliederter, so dass ihr Habitus dem der Cormophyten im Kleinen gleicht, auch ihre Befruchtungsorgane zeigen eigenthümliche Formenverhältnisse und eine weitergehende Differenzirung, als wir sie bisher angetroffen haben. In Innern sehr eigenthümlicher Antheridien entstehen fadenförmige schwärmende Spermatozoiden, und das Oogonium ist schon vor der Befruchtung von fünf schraubig gewundenen Schläuchen umhüllt, welche aus seiner Trägerzelle entstehen. Das ganze so gebildete Organ, also die Eizelle mit ihren Hüllschläuchen und der Trägerzelle, wird als E i k n o s p e bezeichnet. Die Eizelle wird in Folge der Befruchtung zur ruhenden, umrindeten Spore, welche bei der Keimung einen Vorkeim entwickelt, an welchem die geschlechtliche Pflanze

---

1) A. Braun, über die Richtungsverhältnisse der Saftströme in den Zellen der Charen, Monatsber. der Berl. Akad. d. Wiss. 1852 u. 1853. — Pringsheim, über die nacktfüßigen Vorkeime der Charen in dessen Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. III. 1864. — Naegeli, die Rotationsströmung der Charen in dessen Beitr. z. wiss. Bot. Bd. III. 1860. p. 61. — Thuret, sur les anthéridies des Cryptogames, Ann. d. sc. nat. 1851. T. XVI. p. 19. — Montagne, multiplication des charagnes par division, ibid. 1852. T. XVIII. p. 65. — Goeppert u. Cohn, Bot. Zeit. 1849. — De Bary, über die Befruchtung der Charen, Monatsber. d. Berl. Akad. 1871. Mai. — Ders., zur Keimungsgesch. der Charen, Bot. Zeit. 1875.

als Seitenspross entsteht. Gonidien (Schwärmsporen etc.) werden, ebenso wie bei manchen Vaucherien und den Conjugaten, nicht gebildet.

Die Characeen sind untergetauchte, im Boden angewurzelte, aufrecht wachsende, chlorophyllreiche Wasserpflanzen, welche $^1/_{10}$ bis 1 Meter Höhe erreichen; sie haben einen sehr schlanken Wuchs, da sie bei dieser Höhe nur $^1/_2$ bis 2 mm dicke Stämme und Blätter bilden; sie besitzen eine zarte Struktur, die zuweilen durch Kalkablagerung auf ihrer Oberfläche mehr Festigkeit gewinnt. Sie leben herdenweise in meist dicht gedrängten Rasen am Grunde von Süß- und Brackwasserseen, Gräben und Bächen; manche wachsen in tiefen, andere in seichten, manche in stagnirenden, andere in schnell fließenden Gewässern; neben einjährigen Arten finden sich auch ausdauernde unter ihnen.

Bei der großen Anzahl von Arten, welche über alle Welttheile verbreitet sind, herrscht dennoch eine so große Übereinstimmung, dass sie sämmtlich in zwei Gattungen eingereiht werden können, Chara und Nitella, die neuerdings je in zwei Gattungen gespaltet worden sind.

Bei der Keimung entwickelt sich aus der Oospore nicht direkt die geschlechtliche, blattbildende Pflanze. Im Scheitelende der Oospore wird eine kleine, linsenförmige, von hellem, feinkörnigem Plasma erfüllte Zelle von einer großen, die Reservestoffe enthaltenden abgegrenzt, die letztere wird von De Bary als die Basalzelle, die erstere als die erste Knotenzelle bezeichnet. Aus ihr geht der weitere Aufbau der Keimpflanze vor sich. Die Basalzelle erleidet keine weiteren Veränderungen mehr, als dass aus ihr die Reservestoffe verschwinden, die erste Knotenzelle dagegen theilt sich durch eine senkrechte, die Längsaxe der Oospore in sich aufnehmende Wand in zwei Tochterzellen, die beide zu einem Schlauche auswachsen. Der eine derselben wird zur primären oder Hauptwurzel (*w'* Fig. 29) der andere zum Vorkeim. Derselbe bildet zunächst eine einfache Zellreihe mit begrenztem Spitzenwachsthum. Dann bilden sich in demselben zwei scheibenförmige Knoten, ein Wurzelknoten (*d* Fig. 29) und ein Stengelknoten (*g* Fig. 29). Die scheibenförmige Knotenzelle wird durch Längswände in zwei innere und 6—8 peripherische Zellen getheilt. Eine der letzteren (die erstgebildete) ist der Vegetationspunkt des Charastockes, aus den andern gehen einige rudimentäre Blättchen hervor. (Genaueres s. unten).



Fig. 29. Chara fragilis; keimende Spore *sp*; *i*, *d*, *q*, *pl* bilden zusammen den Vorkeim (*pl* ist gegliedert, was hier nicht deutlich ist); bei *d* die Rhizoiden *w"*; *w'* die sogen. Hauptwurzel; bei *g* die ersten Blätter (kein Quirl) der Laubpflanze, der zweiten Generation (nach Pringsheim etwa 4 mal vergr.).

Der die Geschlechtsorgane tragende Hauptspross hat ein unbegrenztes Spitzenwachsthum. Er besitzt eine Scheitelzelle (*t* Fig. 30), von welcher durch Querwände Segmente abgeschnitten werden. Jedes Segment theilt sich alsbald nochmals durch eine Querwand in zwei über einander liegende Zellen, deren untere g jedesmal ohne weitere Theilung zu einem (nicht selten 5—6 cm langen) Internodium heranwächst, während die obere sich kaum verlängernde zunächst durch eine senkrechte Wand halbirt, und in jeder Hälfte durch weitere succedane Wände (Antiklinen) ein Quirl von peripherischen Zellen *b*, *b* gebildet wird. Aus diesem so constituirten Knoten entwickeln sich die Blätter, je eines aus einer der peripherischen Zellen, und die normalen Seitenzweige, jedesmal aus der Axel des ersten oder der beiden ersten Blätter des succedanen Quirls. Die

4—10 Blätter eines solchen wiederholen in ihrer Entwicklung die Wachsthumsvorgänge des Stammes in modificirter Weise, ihr Spitzenwachsthum ist aber begrenzt, nach Bildung einer bestimmten Zahl von Gliedern hört die Scheitelzelle auf sich zu theilen und wächst zu der meist zugespitzten Terminalzelle des Blattes aus (Fig. 30 *A*, *b''*); aus diesen Blättern können Seitenblättchen (secundäre Strahlen) entstehen, auf ganz ähnliche Art, wie jene aus dem Stamme sich bildeten, und die secundären Strahlen des Quirls können wieder solche von höherer Ordnung produciren. Die successiven Quirle eines Stammes alterniren, und zwar so, dass die ältesten Blätter der Quirle, in deren Axeln die Zweige stehen, in eine den Stamm umwindende Schraubenlinie geordnet sind. In derselben Richtung erfährt gewöhnlich auch jedes Internodium eine nachträgliche Torsion. — Die Seitensprosse, von denen sich bei Chara immer einer in der Axel des ältesten, bei Nitella je einer in den Axeln der beiden ältesten Blätter des Quirls entwickelt, wiederholen den Hauptstamm in allen Verhältnissen (Fig. 30). — Es wurde schon erwähnt, dass die

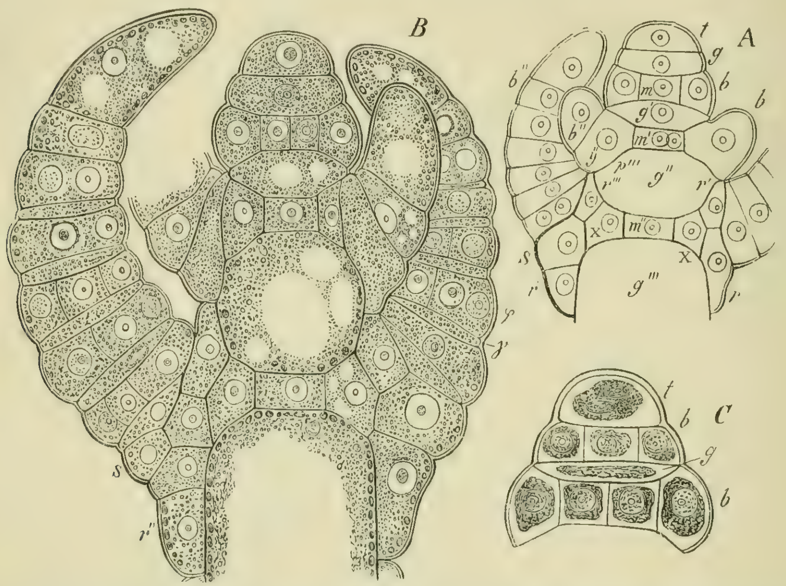


Fig. 30. Chara fragilis, Längsschnitt durch die Knospe; bei *A* ist der Inhalt der Zellen weggelassen, bei *B* ist die feinkörnige Substanz Protoplasma, die größeren Körnchen Chlorophyll; man bemerkt die Vakuolenbildung, bei *C* ist der Inhalt der Zellen durch Jodlösung contrahirt (500).

Blätter eine dem Stamm ähnliche Gliederung erfahren; auch sie bestehen aus anfangs sehr niedrigen (Fig. 30 *B* γ), später aber langgestreckten Internodien, welche durch niedrige Querscheiben, die Blattknoten, getrennt sind; aus diesen treten die Blättchen (Seitenstrahlen) in succedanen Quirlen hervor, welche am Hauptstrahl jedoch geradlinig über einander stehen, nicht alterniren (β in Fig. 31). Jedes Blatt beginnt mit einem Knoten (Basilarknoten), durch den es mit dem Stammknoten verbunden ist, ebenso jedes Blättchen an seinem Hauptblatt. Diese Basilarknoten sind die Ausgangspunkte für die Bildung der Rinde, welche bei der Gattung Chara die Internodien des Stammes überzieht, die aber den Nitellen fehlt. Von dem Basilarknoten jedes Blattes läuft ein individualisirter Rindenlappen abwärts und einer aufwärts (vgl. Fig. 30 *r*, *r'*, *r''* u. Fig. 32); in der Mitte jedes Internodiums treffen daher ebenso viele absteigende Rindenlappen, als Blätter im Quirle sind, mit dem vom nächst untern Quirl aufsteigenden Rindenlappen zusammen; die Zahl der letzteren ist jedoch um einen geringer, weil das Blatt, in dessen Axel der Seitenspross entsteht, keinen aufsteigenden Lappen bildet. Die Rindenlappen

schließen seitlich zusammen und bilden eine geschlossene Hülle um das Internodium, in der Mitte desselben schieben sich die auf- und absteigenden prosenchymatisch in einander. Die Berindung entsteht so früh, dass das sich verlängernde Internodium von Anfang an berindet ist, die Rippenlappen folgen genau seiner Ausdehnung in Länge und Dicke. Jeder Rindenlappen wächst gleich dem Stamme mittelst einer Scheitelzelle fort, dieselbe bildet Quersegmente, aus deren jedem durch nochmalige Quertheilung eine

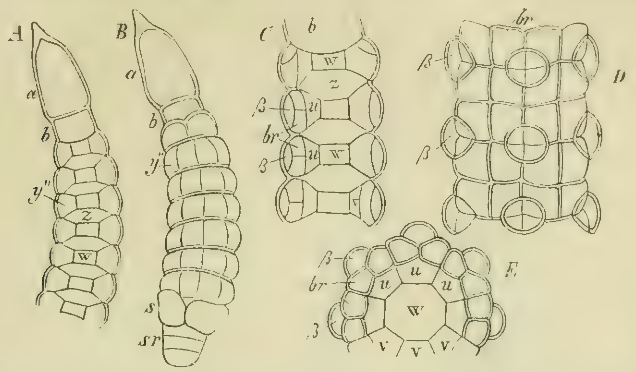


Fig. 31. Chara fragilis, Blätter. *a* Endglied, *b* vorletztes Glied eines Blattes; *z* Internodialzellen des Blattes; *w* Blattknotenzelle; *y''* Mutterzelle eines Seitenstrahls und seines Basilarknoten, aus ihr entsteht *v* und *u* (das Verbindungsglied), *br* der Basilarknoten, der vier einfache Rindenlappen liefert, und *β* der Seitenstrahl. *A* und *C* im Längsschnitt, *B* ganzes junges Blatt, von außen gesehen, mit dem Stipulus *s* und seinem absteigenden Stamm-Rindenlappen *sr*; *D* mittlerer Theil eines älteren, doch noch jungen Blattes von außen; *E* Querschnitt eines Blattknotens von dem Alter wie *D*.

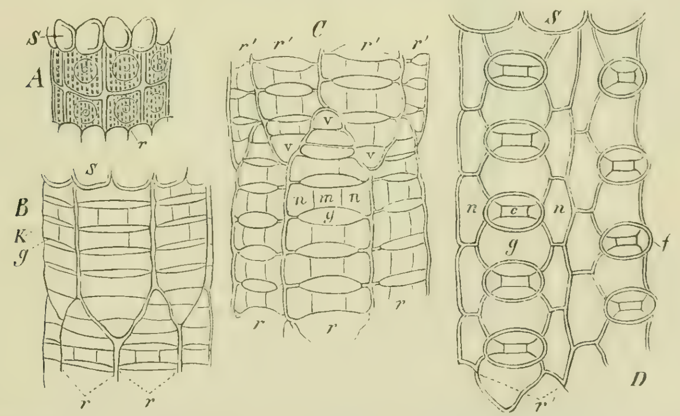


Fig. 32. Entwicklung der Stammrinde bei Chara fragilis; *A* ein sehr junges Internodium des Stammes mit den noch einzelligen Rindenlappen (*r*); *B—D* weitere Entwicklung derselben; *r*, *r* bedeutet überall die von unteren Blättern aufsteigenden *r'*, *r'*, *r'* die von oberen Blättern absteigenden Rindenlappen; *c*, *v* die Scheitelzelle jedes Rindenlappens; *g*, *g* seine Internodialzellen, *n*, *m*, *n* seine Knotenbildung, *v* in *D* die Centralzelle eines Rindenknotens. — *S* bedeutet überall die paarig aus den Blattbasen entspringenden einzelligen »Stipulargebilde«.

Rindenlappeninternodialzelle und eine Rindenlappenknotenzelle hervorgeht; letztere theilt sich durch successive Wände in eine innere, dem Stamminternodium anliegende und in drei äußere Zellen, deren mittlere häufig in Form eines Stachels oder Knopfes (ein Blatt nachahmend) hervorwächst; die seitlichen äußeren Zellen der Knoten wachsen dagegen, der Verlängerung des Internodiums auf- und abwärts folgend, zu längeren Röhren aus, so dass jeder Rindenlappen aus drei parallelen Zellreihen besteht, deren mittlere aber abwechselnd kurze und lange (Internodial- und Knoten-) Zellen besitzt;

die von den Blättchen ausgehende Berindung der Blätter ist viel einfacher (*br* in Fig. 31). — Aus den Basilarknoten der Charen entspringen auch noch andere, blattähnliche Gebilde, die Braun als Stipulae bezeichnet: sie sind immer einzellig, bald sehr kurze, bald lange Schläuche, die sowohl auf der Innen- als Außenseite des Blattgrundes hervortreten (*S* in Fig. 30).

Die Knoten sind die Bildungsherde aller seitlichen Glieder der Characeen. Die Wurzeln (Rhizoiden) entspringen aus den äußeren Zellen der unteren Knoten der Hauptsprosse; sie bestehen aus langen, hyalinen, schief abwärts wachsenden Schläuchen, die nur an der Spitze sich verlängern. Sie bilden sich durch Auswachsen platter Zellen am Umfang des Stammknotens, sie sitzen also mit breitem Fuße diesem auf; diese Wurzelfüße der stärkeren Wurzeln theilen sich aber selbst noch weiter, indem sie besonders am oberen Rande kleinen platten Zellen den Ursprung geben, aus welchen sich dünne Wurzeln entwickeln. Die Wurzelschläuche bilden nur wenige und weit hinter der fortwachsenden Spitze liegende Querwände, die gleich anfangs schief gestellt sind. Hier stoßen die beiden benachbarten Glieder wie zwei mit ihren Sohlen in entgegengesetzter Richtung sich berührende menschliche Füße zusammen. Die Verzweigung geht immer nur von dem untern Ende des oberen Gliedes (Fig. 33 *B*) aus; es bildet sich hier eine Anschwellung, welche durch eine Wand sich abschließend durch weitere Theilung mehrere Zellen erzeugt, die nun zu Zweigen auswachsen; diese stehen daher büschelweise auf einer Seite. Die Schlauchglieder der Rhizoiden erreichen eine Länge von mehreren Millim. bis zu mehr als 2 cm., bei einer Dicke von $^1/_{40}$ bis $^1/_{10}$ mm.

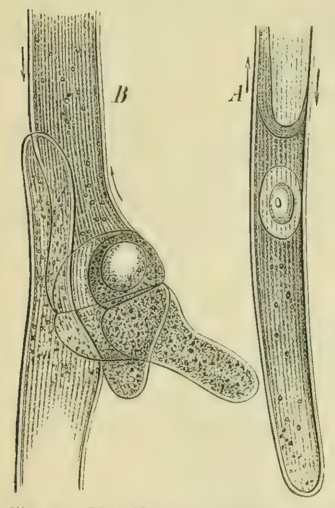


Fig. 33. Rhizoiden von Chara fragilis; *A* Ende eines wachsenden Schlauches; *B* ein sogen. Gelenk; der untere Theil des oberen Schlauches verzweigt sich (nach Pringsheim, 240mal vergr.). Die Pfeile bedeuten die Stromrichtung des Protoplasmas.

Die vegetative (nicht geschlechtliche) Vermehrung der Characeen geht größtentheils ebenfalls von den Knoten aus und zeigt dreierlei Modifikationen: 1) knollenähnliche Bildungen, die sog. Amylumsterne bei Chara stelligera: es sind isolirte unterirdische Knoten mit sehr verkürzten Blattquirlen von zierlicher Regelmäßigkeit, ihre Zellen mit Stärke und anderen Bildungsstoffen dicht erfüllt; sie erzeugen durch Sprossung neue Pflanzen. 2) Die nacktfüßigen Zweige (Pringsheim): sie bilden sich an überwinterten alten oder an abgeschnittenen Stammknoten von Chara aus den Axeln nicht nur der ältesten, sondern auch der jüngeren Blätter (eines Quirls) und sind im Grunde von den normalen Zweigen nur wenig verschieden, vorzugsweise durch die mangelhafte oder ganz fehlende Berindung des unteren Internodiums und des ersten Blattquirls; die von dem ersten Knoten des Zweiges abwärts gehenden Rindenlappen trennen sich oft von dem Internodium ab und wachsen frei, sich aufkrümmend, fort; die Blätter des untersten Quirls bilden oft keine Knoten. 3) Die Zweigvorkeime; sie entspringen neben den vorigen aus den Knoten des Stammes, sind aber von den Zweigen wesentlich verschieden und den aus der Spore hervortretenden Vorkeimen gleich gebaut; sie sind gleich jenen nur an Ch. fragilis (von Pringsheim) beobachtet worden. Eine Zelle des Stammknotens erhebt sich und wächst zu einem Schlauche aus, dessen Spitze sich durch eine Querwand abgliedert. In der fortwachsenden Endzelle treten noch weitere Theilungen ein, bis die aus ihr hervorgehende Vorkeimspitze aus einer 3—6gliedrigen Zellreihe besteht. Aus den Vorkeimen entwickelt sich ein neuer Stock ganz ebenso wie es oben für

die bei der Keimung der Oosporen auftretenden Vorkeime geschildert wurde. Unterhalb der Vorkeimspitze (*ab* in *C* Fig. 34) schwillt der Schlauch an und die erweiterte Stelle schließt sich durch eine Querwand als Zelle ab, die PRINGSHEIM den Knospengrund nennt (in Fig. 34 *C* die Theile *a* bis *d* umfassend). Diese Zelle zerfällt durch zwei Querwände in eine niedrige obere und untere und eine sie trennende mittlere. Die mittlere Zelle theilt sich nicht mehr, sondern streckt sich zu einem langen Schlauche. Die beiden andern Zellen sind der Stengelknoten (*a*) und der Wurzelknoten *d* (Fig. 29) aus welchem Wurzeln entspringen. Der Stengelknoten theilt sich zunächst durch eine Längswand in zwei Hälften. Durch successive Längstheilungen, die an der Vorderwand beginnen und nach der Hinterseite fortschreiten, werden zwei innere und ein Ring von 6—8 peripherischen Zellen gebildet. Die älteste derselben ist auch die größte, sie eilt den übrigen in ihrer Entwicklung voran, sie ist die Mutterzelle und zugleich die erste Scheitelzelle des neuen Charenstockes, der geschlechterbildenden Laubpflanze. Die andern Zellen des Ringes können zu den meist rudimentären Blättern des Vorkeimwinkels auswachsen. Es sind dies die die Endknospe des Stockes umstehenden Blättchen in der Fig. 34.

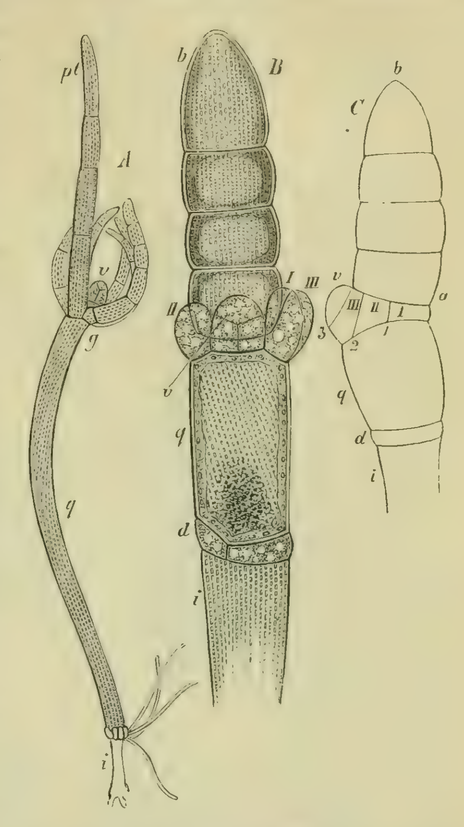


Fig. 34. Ch. fragilis; *A* ein ganzer Zweigvorkeim, *i* das unterste blasse Glied unter dem Wurzelknoten; *q* das lange, aus der Mittelzelle des Knospengrundes enstandene Glied; *pt* die Vorkeimspitze; bei *g* der Scheinquirl der Blätter, *v* die Knospe der zweiten Generation der Laubpflanze; *B* oberer Theil eines jüngeren Zweigvorkeims; *i*, *d*, *q* wie vorhin, $b = pt$ des Vorigen; *I*, *II*, *III* die jungen Blättchen des Stengelknoten, *v* die Knospe des Laubstammes; *C* noch jüngerer Zweigvorkeim; *i*, *d*, *q*, *b* wie bei *B* und *A*; *v* die Scheitelzelle der Stammknospe (nach PRINGSHEIM, *B* ist 170mal vergr.).

Auch aus den Wurzelgelenken entspringen accessorische Vorkeime und bei Chara aspera u. a. weiße Knöllchen, gebildet der Hauptsache nach durch das angeschwollene untere Glied einer Seitenwurzel. Bei der Keimung der Knöllchen bilden sich dann wieder accessorische Vorkeime.

Die Antheridien und Eiknospen stehen jederzeit auf den Blättern; die Antheridien sind immer das metamorphosirte Endglied eines Blattes oder Seitenblättchens, die Eiknospen entspringen bei den monöcischen Arten dicht neben ihnen aus dem Basilarknoten des betreffenden Blättchens (Chara) oder aus dem letzten Knoten des mit einem terminalen Antheridium gekrönten Hauptstrahls (Nitella); die Eiknospen stehen daher bei den monöcischen Nitellen unter, bei den Charen über oder neben dem Antheridium. Bei diöcischen Arten fallen zwar diese nachbarlichen Beziehungen weg, aber die morphologische Bedeutung und Stellung bleibt dieselbe. Wir betrachten beiderlei Organe zunächst im entwickelten Zustand.

Die Antheridien sind kugelig, von $1/2$—1 mm Durchmesser, anfangs grün, dann roth gefärbt. Die Wandung besteht aus acht flachen Zellen, von denen vier, um den

freien Pol der Kugel gelagert, dreieckig sind, während die vier um die Basis gelagerten viereckig, abwärts verschmälert sind; jede dieser Zellen stellt ein Stück der Kugelschale dar; sie werden als Schilder bezeichnet; im unreifen Zustand ist die innere Wandung derselben mit grünen Chlorophyllkörnern bedeckt, die bei der Reife sich roth färben; da die äußeren Wände frei davon sind, so erscheint der Umfang der Kugel hell, durchsichtig (Fig. 35 *A*); von den Seitenwänden aus dringen mehrere Einfaltungen der Zellhaut gegen die Mitte jedes Schildes ein, wodurch dieses strahlig gelappt erscheint. Von der Mitte der Innenwand jedes Schildes ragt eine cylindrische Zelle nach innen, beinahe bis zum Mittelpunkt der Hohlkugel: dies sind die sog. Griffe oder Manubrien; zwischen den vier unteren Schildern drängt sich auch die flaschenförmige Trägerzelle des Antheridiums nach innen; am centralen Ende jedes der acht Manubrien sitzt eine rundliche, hyaline Zelle, das Köpfchen; diese 25 Zellen bilden das Gerüste des Antheridiums. — Jedes Köpfchen trägt (im Mittel) sechs kleinere Zellen (secundäre Köpfchen), aus deren jeder (im Mittel) vier lange peitschenförmige Fäden hervorwachsen, welche vielfach gewunden den Innenraum des Antheridiums ausfüllen (Fig. 36 *B*). Jeder dieser Fäden (deren Zahl also ungefähr 200 beträgt) besteht selbst wieder aus einer Reihe kleiner scheibenförmiger Glieder (*D*, *E*, *F*), deren Zahl auf 100—200 steigt. In jeder dieser 20,000—40,000 Zellen entsteht ein Spermatozoid: ein dünner, hinten verdickter, schraubig gewundener Faden, der an seinem spitzen Ende zwei lange, feine Cilien trägt (Fig. 36 *G*). Bei völliger Reife fallen die acht Schilder aus einander, indem sich ihre sphärische Krümmung vermindert; die Spermatozoiden verlassen ihre Mutterzellen und schwärmen im Wasser umher; das Aufbrechen scheint gewöhnlich Morgens zu geschehen, die Spermatozoiden schwärmen einige Stunden, auch bis zum Abend.

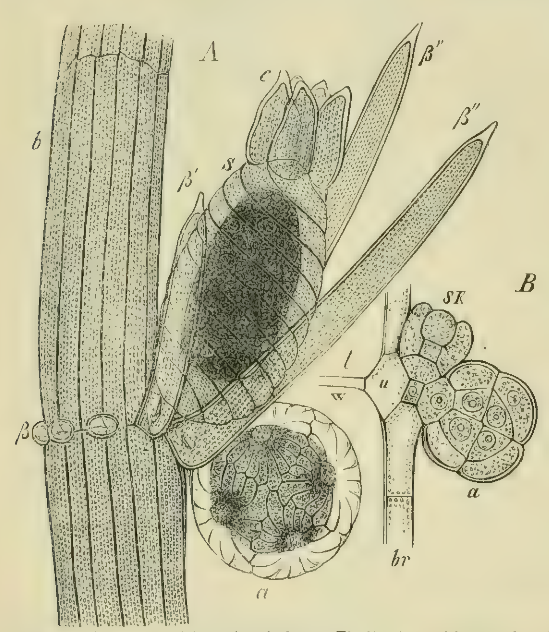


Fig. 35. Chara fragilis. *A* mittlerer Theil eines Blattes *b* mit einem Antheridium *a* und einer Eiknospe *s*, *c* deren Krönchen, *β* sterile Seitenblättchen, *β'* größere Seitenstrahlen neben der Frucht, *β''* die Bracteolen aus dem Basilarknoten der Geschlechtsorgane entspringend (etwa 50mal vergr.). *B* ein junges Antheridium *a* mit einer noch jüngeren Eiknospe *sk*, *w* die Knotenzelle des Blattes, *u* die Verbindungsstelle zwischen jener und dem Basilarknoten des Antheridiums; *l* Lumen des Blattinternodiums, *br* Berindungszellen des Blattes (350).

Die erwachsene, zur Befruchtung reife Eiknospe ist mehr oder minder lang ellipsoidisch; sie sitzt auf einer kurzen, nur bei Nitella äußerlich sichtbaren Stielzelle und besteht aus einer axilen Zellreihe, die von fünf schraubig gewundenen Hüllschläuchen dicht umgeben ist. Das Ganze kann man sich als einen metamorphosirten Spross vorstellen, ohne dass damit gesagt sein soll, dass die Eiknospe wirklich durch Umbildung eines Sprosses entstanden sei. Die Stielzelle entspricht dem untersten Internodium eines solchen, sie trägt eine kurze Knotenzelle, aus welcher die Hüllschläuche als Blattquirl entspringen. Über der Knotenzelle erhebt sich die eigenthümlich ausgebildete Scheitelzelle

des Sprosses; sie ist im Verhältniss zu den anderen Theilen sehr groß und eiförmig. An ihrer Basis, unmittelbar über der Knotenzelle wird frühzeitig bei Chara eine niedrige, hyaline Zelle abgetrennt, an ihrer Stelle findet sich bei Nitella eine ungefähr scheibenförmige Gruppe solcher Zellen, die von Braun als Wendungszellen bezeichnet worden sind. Die große Scheitelzelle der Eiknospe ist neben Protoplasma mit vielen Öltropfen und Stärkekörnern erfüllt, nur ihre Scheitelregion (die Scheitelpapille) enthält reines, hyalines Protoplasma. — Die chlorophyllreichen Hüllschläuche ragen über die Scheitelpapille empor und tragen das Krönchen, welches bei Chara aus fünf größeren, bei Nitella aus fünf Paaren kleiner Zellen besteht, die schon in früher Jugend von den Hüllschläuchen

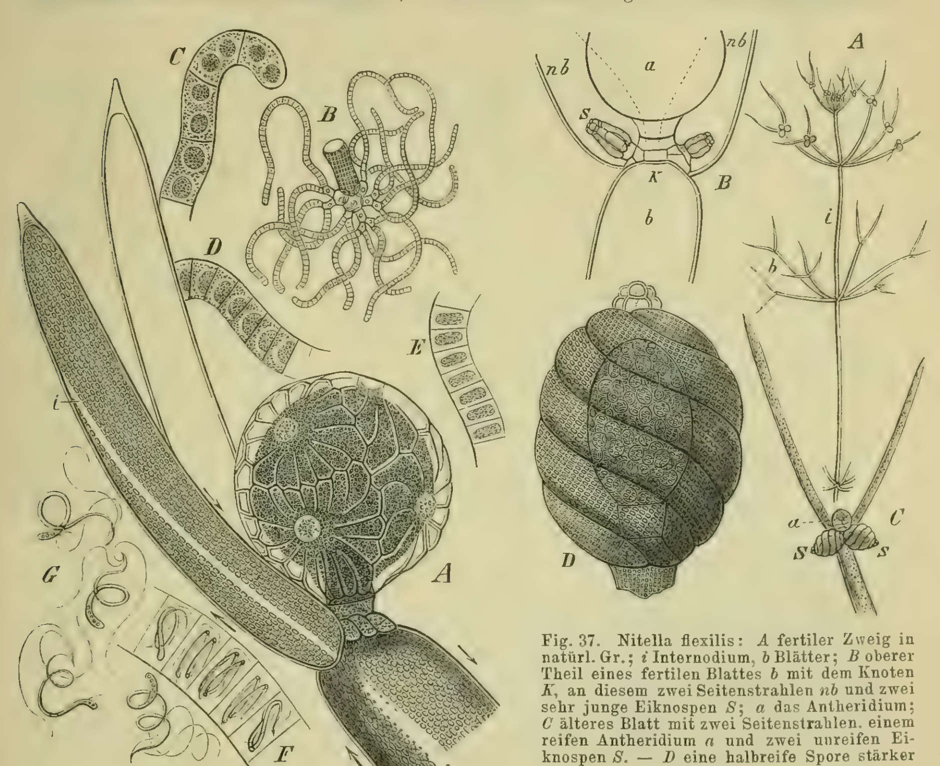


Fig. 37. Nitella flexilis: *A* fertiler Zweig in natürl. Gr.; *i* Internodium, *b* Blätter; *B* oberer Theil eines fertilen Blattes *b* mit dem Knoten *K*, an diesem zwei Seitenstrahlen *nb* und zwei sehr junge Eiknospen *S*; *a* das Antheridium; *C* älteres Blatt mit zwei Seitenstrahlen, einem reifen Antheridium *a* und zwei unreifen Eiknospen *S*. — *D* eine halbreife Spore stärker vergrößert.

Fig. 36. Nitella flexilis; *A* fast reifes Antheridium am Ende des Hauptstrahles, neben ihm zwei Seitenstrahlen des Blattes, *i* Interferenzstreifen; Pfeile bedeuten die Stromrichtung des Protoplasmas. — *B* ein Manubrium mit seinem Köpfchen und den peitschenförmigen Fäden, in denen die Spermatozoiden entstehen, *C* Ende eines solchen jungen Fadens; *D* mittlerer Theil eines älteren; *E* noch älter; *F* reifer Antheridienfaden mit Spermatozoiden *G*. (*C*—*G* 550 vergr.).

durch Querwände abgesondert worden sind. Über die Scheitelpapille und unterhalb des einen dichten Deckel darstellenden Krönchens bilden die fünf Hüllschläuche den Hals, der einen engen Hohlraum, den Scheitelraum, umgiebt; er ist oberhalb der Papille umgekehrt konisch, verengt sich aufwärts, indem die fünf Halstheile nach innen vorragen, eine Art Diaphragma bilden, durch dessen centrale sehr enge Öffnung die Verbindung mit dem oberen geräumigen Theil des Scheitelraums hergestellt wird; dieser ist oben durch das Krönchen verschlossen, aber zur Zeit der Befruchtung durch fünf Spalten zwischen den fünf Halstheilen der Schläuche seitlich nach außen geöffnet; durch diese Spalten treten die Spermatozoiden in den mit hyalinem Schleim erfüllten Scheitelraum, um von dort aus in die Eizelle einzudringen, deren Membran sich oben in Gallerte ver-

wandelt hat. — Nach der Befruchtung umgiebt sich die Eizelle mit einer Cellulosemembran und es werden die Chlorophyllkörner der Hülle röthlichgelb; die der Eizelle anliegende Wand der Schläuche verdickt sich, sie verholzt und färbt sich schwarz; so wird die nun zur Oospore umgewandelte Eizelle von einer harten, schwarzen Schale umgeben, mit welcher sie abfällt, um im nächsten Herbst oder nach dem Winter zu keimen.

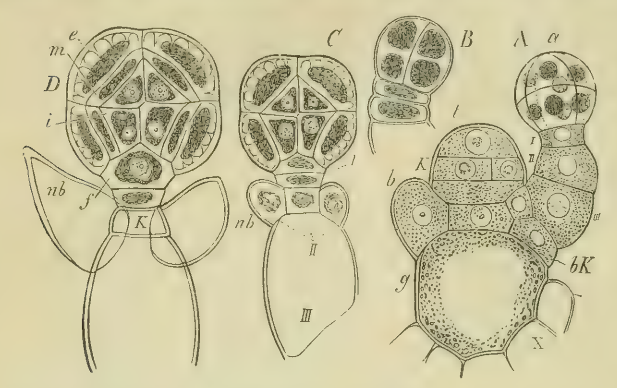


Fig. 38. Nitella flexilis. Entwicklung der Antheridien. Bei *B*, *C*, *D* ist das Protoplasma durch Einwirkung von Glycerin contrahirt.

Von den entwicklungsgeschichtlichen Verhältnissen hebe ich hier noch die der Antheridien und Eiknospen hervor.

Antheridien. Die Zellenfolge bei ihrer Entstehung wurde schon von A. Braun an Nitella syncarpa und Chara Baueri erschöpfend beschrieben; sie stimmt mit der von Nitella flexilis und Chara fragilis überein. — Bei Nitella wird das Endglied des Blattes (Hauptstrahl eines Quirls) zum Antheridium; das älteste Blatt eines Quirls bildet sein Antheridium zuerst, die anderen folgen ihrem Alter nach; die Antheridien werden schon in frühester Jugend des Blattquirls kenntlich. — Fig. 38 *A* zeigt den Längsschnitt durch die Spitze eines Zweiges, dessen Scheitelzelle *t* ist; das zuletzt gebildete Segment derselben hat sich schon durch eine Querwand getheilt in eine Knotenmutterzelle *K* und eine unter ihr liegende Internodialzelle; unter dieser liegt der Stammknoten mit dem letzten Blattquirl; *b* ist sein jüngstes Blatt, *bK* der Basilarknoten des ältesten, welches bereits aus den Segmenten *I*, *II*, *III* besteht; *a* ist das zum Antheridium sich umbildende Endglied dieses Blattes. Während die Antheridiumkugel sich aufbaut, erfährt auch das Blatt noch weitere Veränderung, die wir zuerst betrachten wollen. Das Segment *III* (Fig. 38 *A*) wird zum ersten Internodium des Blattes, *II* zu einem Knoten, der die Seitenblättchen *nb* in *C* und *D* entwickelt. Die Zelle *I* theilt sich in zwei (*C* bei *I*), deren untere kurz bleibt, während die obere zur flaschenförmigen Zelle *f* in Fig. 38 *D* und Fig. 39 auswächst.

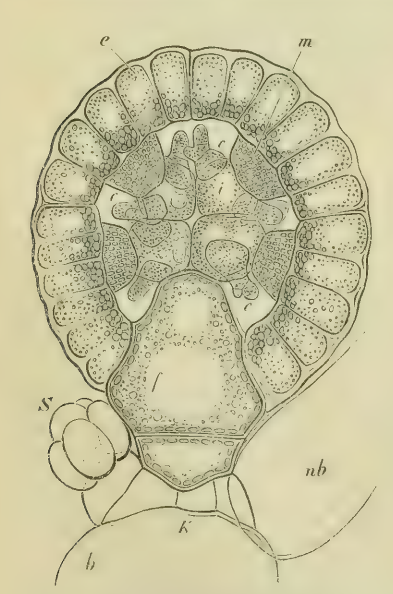


Fig. 39. Weiter entwickeltes Antheridium von Nitella flexilis (etwa 500mal vergr.).

Die kugelige Mutterzelle des Antheridiums (*A*, *a*) theilt sich zuerst durch eine zum Stammzweig radial gestellte, senkrechte Wand in zwei Halbkugeln; durch auf der vorigen rechtwinklige, senkrechte Wände werden diese in 4 Quadranten zerlegt; in jedem der letzteren erfolgt (gleichzeitig in allen vieren) eine dritte Theilung horizontal und rechtwinklig auf den beiden vorigen Wänden; das Antheridium besteht nun aus 4 oberen und 4 unteren Kugeloctanten. Contraktion durch Glycerin zeigt deutlich, dass bei jeder dieser

Theilungen vor dem Erscheinen der Cellulosewand der Protoplasmakörper schon völlig getheilt ist (Fig. 38 *B*); selbst die zweite Theilung erfolgt, bevor die Wand zwischen den beiden zuerst entstandenen Hälften da ist; es gelingt, die vier Quadranten sich contrahiren zu lassen, ohne dass zwischen ihnen eine Wand sichtbar wird; in Fig. 38 *B* ist soeben die dritte Theilung erfolgt, die zweite senkrechte Wand ist schon gebildet, die beiden hier sichtbaren Quadranten sind bereits getheilt, es ist aber noch keine horizontale Wand entstanden. Fig. 38 *A*, *a* zeigt die 8 Octanten sammt ihren Kernen perspektivisch. — Jeder Octant wird nun zunächst in eine äußere und eine innere Zelle zerlegt (Fig. 38 *C*); die letztere wird nochmals in allen 8 Octanten getheilt (*D*), so dass nun jeder Octant aus einer äußeren, mittleren, inneren Zelle besteht (*D*, *e*, *m*, *i*). — Bis hierher bleibt die Kugel solid, alle Zellen schließen dicht zusammen; nun aber beginnt ein ungleichförmiges Wachsthum und mit diesem die Bildung von Intercellularräumen (Fig. 39). Die 8 äußeren Zellen (*e*) sind die jungen Schilder, deren Seitenwände die erwähnte radiale Einfaltung schon früher zeigen; sie wachsen stärker in tangentialer Richtung als die inneren Zellen, die Kugeloberfläche vergrößert sich rascher als der Inhalt; die mittleren Zellen (*m*), welche die Manubrien bilden, bleiben den Schildern in deren Mitte angewachsen, werden aber durch das tangentiale Wachsthum der Seitentheile der Schilder von einander getrennt; sie wachsen langsam in radialer Richtung; die innerste Zelle *i* jedes Octanten rundet sich ab und wird zum Köpfchen.

Auch die Zelle *f* in Fig. 38 *D* wächst nun rasch heran und drängt sich zwischen den unteren 4 Schichten in das Innere der Kugel, sie wird zur flaschenförmigen Zelle, auf deren Scheitel die 8 Köpfchen ruhen. Fig. 39 zeigt diesen Zustand des Antheridiums im optischen Längsschnitt; wo die Wände der Köpfchenzellen an die nun entstandenen, mit Flüssigkeit erfüllten Intercellularräume angrenzen, treiben sie Zweige (*c*), welche sich durch Querwände abgliedern und abermals verzweigen; diese Zweige verlängern sich durch Spitzenwachsthum und werden durch zahlreiche Querwände getheilt. Die untersten Glieder derselben schwellen rundlich an und bilden die secundären Köpfchen, auf denen die cylindrischen Fäden stehen, deren scheibenförmige Glieder die Mutterzellen der Spermatozoiden sind (vgl. Fig. 39 mit Fig. 36 *B*).

Die Antheridien von Chara fragilis entstehen durch Metamorphose derjenigen Seitenstrahlen, welche die innerste Reihe an einem Blatte (Hauptstrahl) bilden, und zwar schreitet, wie Fig. 40 zeigt, die Entwicklung an diesem abwärts fort. Die Zellenfolge und das Wachsthum zeigen von denen der Nitellen keine nennenswerthen Abweichungen; die flaschenförmige Trägerzelle sitzt hier auf einer kleinen, zwischen die Rindenzellen eingekeilten Zelle, der Centralzelle des Basilarknotens des Seitenstrahls, die nach BRAUN auch bei sterilen Blättern vorkommt, wo ich sie indessen nicht fand.

S p e r m a t o z o i d e n. Die peitschenförmigen Fäden, in denen die Spermatozoiden entstehen, wachsen nicht bloß an ihrer Spitze, sondern auch intercalar, dies zeigen die verlängerten Glieder (inmitten junger Fäden) mit je zwei Kernen, zwischen denen noch keine Theilungswand entstanden ist (Fig. 36 *C*); je länger die Fäden werden, desto häufiger werden die Theilungen, bis die einzelnen Glieder endlich als ziemlich schmale Querscheiben erscheinen. Die weitere Umbildung des Inhalts dieser Mutterzellen der Spermatozoiden läuft von dem Fadenende aus rückwärts; die Spermatozoiden entstehen in basipetaler Ordnung in jedem Faden. Die Entstehung derselben ist neuerdings von SCHMITZ näher untersucht worden (Unters. über die Struktur des Protoplasmas und der Zellkerne in Sitzungsb. der niederrh. Ges. 13. Juli 1880, p. 31 des Sep.-Abdr.). Der Zellkern bildet durch direkte Umgestaltung den Körper des Spermatozoids, indem seine peripherische Schicht sich verdichtet und zu einem spiralig eingerollten Bande spaltet, während der mittlere Theil des Kernes sich auflockert und zu einem farblosen Bläschen wird. Nur das vordere cilientragende Ende geht nach SCHMITZ aus dem umgebenden Protoplasma hervor, der größte Theil des ganzen Spermatozoids aber entsteht, wie er-

wähnt, aus dem Zellkern. Die Spermatozoiden beginnen schon in ihrer Zelle zu rotiren, um dann nach dem Zerfallen des Antheridiums aus ihnen zu entweichen; der fadenförmige Körper zeigt bei Nitella 2—3, bei Chara 3—4 Windungen; das hintere dickere Ende enthält einige glänzende Körnchen.

Auch die Entwicklung der Eiknospe wurde schon von A. Braun ausführlich beschrieben, Sachs hat sie ebenfalls an Nitella flexilis und Chara fragilis studirt. Bei Nitella flexilis entspringt die Eiknospe aus dem Blattknoten unter dem Antheridium (Fig. 37 *B* und *C*), sie wird viel später angelegt als dieses. Fig. 40 *A* zeigt eine sehr junge Eiknospe, deren Trägerzelle *l* die kleinere Knotenzelle mit den fünf Hüllschlauchanlagen *h* (von denen hier nur zwei im Längsschnitt zu sehen sind) trägt; über der Knotenzelle liegt die Scheitelzelle *s* des Sprosses; *B* zeigt eine weitere Entwicklungsstufe, wo bereits die erste der von A. Braun als Wendungszelle *x* bezeichneten Zellen aufgetreten ist, auch sind am oberen Theil jedes Hüllschlauches zwei Querwände aufgetreten; diese oberen kurzen Zellen werden durch das intercalare Wachsthum der Schläuche über die Scheitelzelle emporgehoben und bilden das Krönchen *K* in *C* und *D*. — Die untere der beiden niederen oberen Zellen bildet je einen nach innen und unten vorragenden Fortsatz, wie Fig. *C* und *D* zeigt, so dass alle fünf zusammen eine nach unten offene Reuse darstellen. Erst später beginnt die schraubige Drehung der Hüllschläuche, deren Windungen immer niedriger werden, während die Scheitelzelle des Sprosses nun an Umfang beträchtlich zunimmt und sich zur Eizelle ausbildet (Fig. 37). Die Entwicklung und Befruchtung der Eiknospe der Gattung Chara ist kürzlich von de Bary (bei Ch. foetida) ausführlich beschrieben worden. Auch hier besteht es von frühen Entwicklungsstadien an aus einer axilen dreigliedrigen Zellenreihe und fünf um diese eine Hülle bildenden zweigliedrigen. Die unterste Zelle der axilen Reihe ist die Knotenzelle; die zweite bleibt auch hier klein, farblos, und entspricht den Wendungszellen bei Nitella, sie wird, wie de Bary's Abbildungen zeigen, auch hier durch eine etwas schiefe Querwand an der Basis der Scheitelzelle (der nun dritten der axilen Reihe) abgetrennt. Anfangs fast halbkugelig, wächst die Scheitelzelle zuerst zu der Form eines schmalen Cylinders heran, dann wird sie eiförmig; sie ist bis zur Erreichung ihrer definitiven Größe mit sehr zarter, dünner Membran versehen; in ihrem Protoplasma häufen sich Fetttropfen und Stärkekörner an, nur ihr Scheitel bleibt frei, er stellt eine durchscheinende, fein granulirte Endpapille, den Empfängnissfleck, dar, und so constituirt sich die Scheitelzelle der Eiknospe zur Eizelle. — Die fünf Hüllschläuche sind der Scheitelzelle von Anfang an dicht angeschmiegt; nachdem sich eine jede durch eine Querwand, ungefähr in mittlerer Höhe, getheilt hat, treten die oberen der hierdurch abgetrennten Zellen auch oberhalb der Scheitelzelle in lückenlose Verbindung. Dieser ringsum ununterbrochene Schluss der Hülle wird, wenigstens bei Chara foetida, hergestellt, bevor die Wendungszelle von der Eizelle sich abtrennt. — Die fünf oberen Zellen der Hülle sind zuerst den fünf unteren gleich hoch,

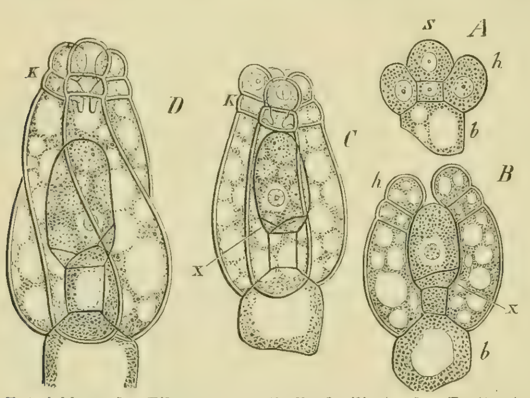


Fig. 40. Entwicklung der Eiknospe von Nitella flexilis (s. den Text), etwa 300 mal vergr., *x* die Wendungszellen.

und die sie trennenden Querwände liegen etwa in der halben Höhe der Eizelle; in dem Maße als nun letztere wächst, strecken sich die fünf unteren zu langen Schläuchen, die anfangs gerade, später schraubig sich um die Eizelle winden. Die fünf oberen bilden das Krönchen, welches eine Strecke weit über den Scheitel der Eizelle emporgehoben wird. Zwischen dem Krönchen und dem Scheitel der Eizelle wachsen die Hüllschläuche nach innen und in die Breite, so dass sie zusammen über der Scheitelpapille der Eizelle ein dickes, nur in der Mitte offenes Diaphragma bilden, durch welches ein enger unter dem Krönchen liegender und ein noch engerer über der Eizelle liegender Raum abgetrennt wird. Die Zellen des Krönchens bilden über dem oberen Raume eine geschlosssne Decke, der obere und untere Raum stehen durch die enge Öffnung im Diaphragma in Verbindung. Ähnliches findet DE BARY auch bei Nitella. — Sobald die Eiknospe ihre definitive Größe erreicht, wird der kleine Raum über dem Diaphragma erhöht und geräumiger, indem die Schläuche zwischen letzterem und dem Krönchen sich verlängern; dieses erst später zuwachsende Stück der Hülle nennt DE BARY den Hals; an diesem weichen nun die fünf Schläuche seitlich aus einander, unterhalb des Krönchens und oberhalb des Diaphragma fünf Spalten bildend. Durch diese letzteren dringen nun die Spermatozoiden zahlreich in den Scheitelraum ein, der von einem hyalinen Schleim erfüllt ist; dass eines oder einige von hier aus in die Eizelle selbst gelangen, ist um so weniger zweifelhaft, als die Papille derselben um diese Zeit von einer sehr erweichten oder gar keiner Zellhaut bekleidet ist, wie das Hervortreten des Inhaltes in den Scheitelraum bei leichtem Drucke zeigt.

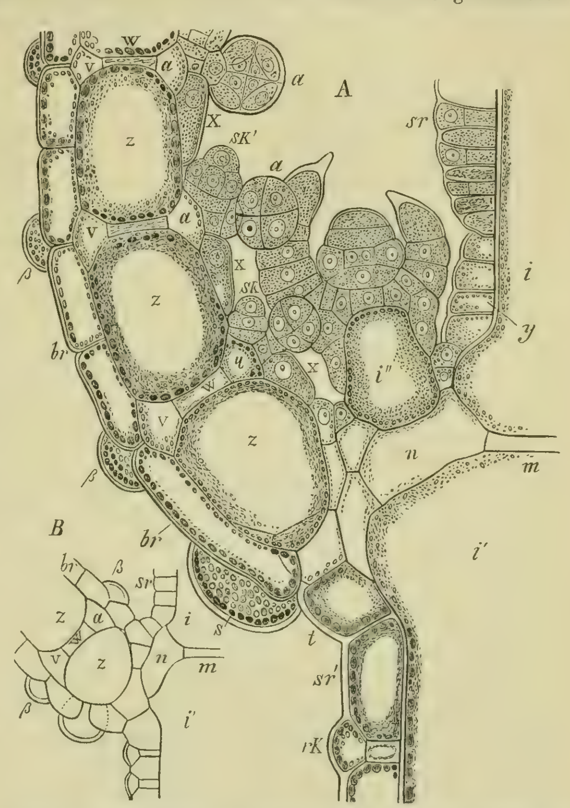


Fig. 41. Chara fragilis; *A* unterer Theil eines fertilen Blattes, aus dessen Axel ein Seitenspross entsteht (s. den Text); *B* unterer Theil eines sterilen Blattes ohne Axelspross. Im Längsschnitt.

A. BRAUN's Beschreibung des morphologischen Orts der Eiknospe von Chara wird durch Fig. 41 *A* vollkommen bestätigt. Zur Orientirung sei vorher gesagt, dass diese das untere Stück eines jungen, fertigen Blattes von Chara fragilis nebst dem angrenzenden Stengelstück und einer Axillarknospe im Längsschnitt darstellt; *m* ist die halbe Knotenzelle des Stammes, *i* das obere, *i'* das untere Internodium desselben; *sr* ein absteigender Rindenlappen, *y* ein aufsteigender; *sr'* der von unserem Blatt absteigende Rindenlappen des unteren Internodiums, *rK* ein Knoten desselben; *i''* ist das erste Internodium der Axillarknospe, welches auf der Zelle *n* ruht, die den Stammknoten *m* mit

dem Basilarknoten des Blattes verbindet. — Das Blatt zeigt uns seine drei unteren Internodien *z*, *z*, *z*, diese noch ziemlich kurz, sie erreichen die 6—8fache Länge; dazwischen die Blattknoten *w*, *w*; *v*, *v* sind die Verbindungszellen des Blattknotens mit dem Basilarknoten des Blättchens *β* auf der Rückseite des Blattes; *a* die entsprechenden Zellen auf der Innenseite des Blattes; *br* die Rindenlappen des Blattes, deren von jedem Blättchen (β) zwei aufwärts und zwei abwärts gehen; das unterste Internodium des Blattes wird jedoch nur von absteigenden Lappen berindet; neben einem derselben steht die Stipula *s*. — *x x* sind die absteigenden Rindenlappen der Blattinternodien auf deren Innenseite, wo die Blättchen in Antheridien *a*, *a* umgewandelt sind; die aufsteigenden Rindenlappen des Blattes fehlen hier, weil aus dem Basilarknoten des Blättchens je eine Eiknospe entspringt (vgl. hiermit Fig. 35 *A* und *B*). Bezüglich der Entstehung der Eiknospe sagt nun Braun (l. c. p. 69), wie der Zweig aus dem Basilarknoten des Blattes, so entspringt diese aus dem Basilarknoten eines Blättchens (bei Ch. fragilis eines Antheridiums, welches an Stelle eines Blättchens steht); wie dem zweigtragenden Blatt der nach oben gehende Berindungslappen fehlt, so fehlen auch dem Blättchen, welches die Eiknospe trägt, die nach oben sich erstreckenden Berindungszellen; wie es das erste Blatt des Quirls am Stengel ist, das einen Zweig in der Axel erzeugt, so ist es auch das erste (innere Blättchen des Quirls am Blatt, an welches die Entstehung der Eiknospe geknüpft ist. Der Basilarknoten des Antheridiums bei Ch. fragilis hat nach A. Braun nicht bloß 4 peripherische Zellen, wie bei sterilen Blättchen, sondern 5: eine obere unpaare, welche zuerst entsteht, 2 seitliche, die nachfolgen, und zwei zuletzt entstehende untere. Von diesen 5 Zellen bilden sich nur die 2 unteren zu Berindungszellen (der Blätter) aus, die obere den sterilen Basilarknoten fehlende ist die Mutterzelle der Eiknospe; die 2 seitlichen aber bilden sich zu Blättchen aus, welche seitlich zwischen Antheridium und Eiknospe stehen (vgl. 35 β''); letztere bezeichnet Braun als Brakteolen. Die Mutterzelle der Eiknospe wächst nun aus der Axel des Antheridiums hervor und theilt sich durch eine Querwand in eine obere, äußere Gipfelzelle und in ein Segment, welches seinerseits durch eine der vorigen parallele Wand in 2 Scheiben zerfällt (*sK* in Fig. 41 *A*); die untere theilt sich nicht weiter, sie stellt den verborgenen Stiel der Eiknospe dar und entspricht dem ersten Internodium eines Zweiges, die obere hat die Natur einer Knotenzelle, sie theilt sich durch tangentiale Wände in einen Kranz von fünf äußeren und eine innere Zelle (*SK'*), jene sind die Anlage der Hüllschläuche, die also ihrer Entstehung nach mit den Blättern übereinstimmen.

Ein merkwürdiger Fall von Parthenogenesis findet sich, wie de Bary (a. a. O.) nachgewiesen hat[1]), bei Chara crinita. Männliche Pflanzen dieser diöcischen Species sind äußerst selten und nur in wenigen Herbarexemplaren bekannt. Die Eiknospen entstehen in derselben Weise wie bei den andern Charen, sie zeigen auch vor der Befruchtung die 5 Halsspalten. An isolirt kultivirten weiblichen Pflanzen, an denen sich keine Spur von Antheridien zeigte, fand die Bildung von Oosporen trotzdem in reichlichster Weise statt. Es schlägt so gut wie keine derselben fehl, trotz des gänzlichen Mangels der Befruchtung. Die parthenogenetisch entstandenen Oosporen keimen in ganz normaler Weise.

Die Characeen sind durch die Größe ihrer Zellen und durch die einfachen Beziehungen der einzelnen Zelle zum Aufbau des ganzen Körpers ausgezeichnet. Die jungen Zellen enthalten je einen Kern, der immer im Centrum des die ganze Zelle erfüllenden Protoplasmas liegt, und dessen Theilung wie gewöhnlich der Zelltheilung vorausgeht. In den sich nicht mehr theilenden, wohl aber noch streckenden Internodialzellen findet, wie Schmitz[2]) gezeigt hat, eine eigenthümliche Fragmentation des Kernes in eine Anzahl

1) Vgl. auch Braun, Über Parthenogenesis bei Pflanzen (Abh. d. Berl. Akad. 1856. p. 337).

2) Schmitz, Sitzber. der niederrh. Ges. 4. Aug. 1879. Separatabdr. p. 25. Strasburger, Zellbildung und Zelltheilung. III. Aufl. p. 228. Johow, Die Zellkerne von Chara foetida. Bot. Zeit. 1881. p. 729.

von Theilstücken, resp. Tochterkernen, statt. Die Kerne in den Knotenzellen erleiden keine weitere Veränderung. — In dem anfangs die ganze Zelle erfüllenden Protoplasma bilden sich mit dem Wachsthum der ersteren Vacuolen, die endlich in eine einzige große (den Saftraum) zusammenfließen. Das nun die Wandung als dicker Beleg auskleidende Protoplasma beginnt jetzt seine rotirende Bewegung, die immer dem längsten Weg in der Zelle folgt. Die Chlorophyllkörner, die nun auftreten, wachsen mit dem Wachsthum der ganzen Zelle und vermehren sich durch wiederholte Zweitheilung. Die Chlorophyllkörner kleben an der Innenseite der äußersten, dünnen, ruhenden Protoplasmaschicht, sie nehmen keinen Theil an der Rotation der weiter innen liegenden Protoplasmaschichten. Das rotirende Protoplasma differenzirt sich mit zunehmendem Wachsthum der Zelle in eine sehr wasserreiche und in wasserärmere, dichtere Portionen; jene erscheint wie hyaliner Zellsaft, in welchem diese in Form rundlicher, kleiner und großer Klumpen schwimmen. Indem diese dichteren Körper (vgl. oben) von dem rotirenden wasserhellen Protoplasma positiv mit fortgeschwemmt werden, was man an ihren sich überstürzenden Bewegungen erkennt, entsteht der Schein, als ob der Zellsaft die rotirende Bewegung ausführte. Neben den dichteren Protoplasmaklumpen (resp. Kernfragmenten) von mehr unregelmäßiger Form finden sich auch viele kugelige, die mit zarten Stacheln besetzt sind und »Wimperkörperchen« genannt werden. Auch sie bestehen aus Protoplasma. Die Strömung ist, wie Naegeli zeigt, nächst der ruhenden Wandschicht am schnellsten und wird nach innen immer langsamer, daher überstürzen sich die Kugeln und Ballen, welche in dem dünnen, rotirenden Protoplasma schwimmen, weil sie mit verschiedenen Stellen ihrer Oberfläche in Schichten von verschiedener Geschwindigkeit eintauchen. Die Chlorophyllkörner sind der Stromrichtung entsprechend an der ruhenden Schicht in Längsreihen geordnet und so dicht gelagert, dass sie eine Schicht bilden. Nur an den sogenannten Interferenzstreifen (*i* in Fig. 36) fehlen sie. Diese Interferenzstreifen bezeichnen die Linie, wo der auf- und der absteigende Theil des rotirenden Protoplasmas einer Zelle neben einander in entgegengesetzter Richtung hinlaufen, wo also Ruhe herrscht. Die Richtung der rotirenden Bewegung in jeder Zelle steht in gesetzmäßiger Beziehung zu derjenigen aller übrigen Zellen der Pflanze und somit zum morphologischen Aufbau derselben, wie A. Braun gezeigt hat.

B) Die Phaeophyceen.

Die Phaeophyceen (auch Melanophyceen genannt) sind eine vegetativ noch viel reicher gegliederte Gruppe, als die Chlorophyceen, wie dies schon die Thatsache zeigt, dass neben mit bloßem Auge kaum sichtbaren Formen hier Gattungen vorkommen, welche die größten Dimensionen unter den Algen und den Thallophyten überhaupt erreichen; so wird z. B. für die zu den Laminarieen gehörige Makrocystis eine Länge von 200 Meter angegeben. Neben einfach fädigen confervenähnlichen Formen wie Ectocarpus kommen solche vor, die wie z. B. Sargassum eine Gliederung in Stamm und Blatt erreichen, die mit der bei höheren Gewächsen sich findenden äußerlich vollkommen übereinstimmt. Was den Geschlechtsprozess betrifft, so ist derselbe nur bei wenigen Arten und Gattungen hinreichend erforscht, das bis jetzt Bekannte genügt aber, um zu zeigen, dass hier ein ganz ähnlicher Fortschritt von isogamer zu oogamer Befruchtung sich findet, wie bei den Chlorophyceen. Trotz der Differenzen, welche sich einerseits im vegetativen Aufbau, andrerseits in dem Befruchtungsmodus finden, lassen die Phaeo-

phyceen sich doch in eine Reihe ordnen, die mit Ectocarpus anfängt, mit Fucus aufhört. Die Differenzen innerhalb der Phaeophyceenreihe sind keine so großen als z. B. die zwischen den Confervaceen und Volvocineen; die einzelnen Abtheilungen derselben sind also nicht als scharf abgegrenzte Gruppen, sondern als Typen zu betrachten, die mit einander durch Zwischenformen meist verbunden sind.

Es sind die Phaeophyceen rein marine Algen; die von A. Braun als Pleurocladia beschriebene Alge aus dem Tegler See stimmt zwar in ihrer Organisation mit den Mesogloeen, wie es scheint, überein, ist aber doch noch zu ungenügend bekannt, übrigens in neuerer Zeit auch nicht mehr aufzufinden gewesen[1]). — Ihnen allen gemeinsam ist, dass sie neben dem Chlorophyll einen braunen Farbstoff, das Phycophaein enthalten, welches den grünen Farbstoff verdeckt, und so die Ursache der braunen Färbung ist, also in ganz ähnlicher Weise wie das Phycocyan die spangrüne Färbung der Cyanophyceen bewirkt. Charakteristisch ist ferner der seit Thuret's Untersuchungen bekannte Bau der Schwärmsporen: die Cilien sind hier nicht wie bei den Chlorophyceen an der Spitze des farblosen Schnabels der Schwärmspore inserirt, sondern seitlich an der Basis desselben. Bei den niedersten Formen sind die Geschlechtszellen schwärmende, einander gleich gestaltete Gameten (Ectocarpus), die auch ohne Paarung zu keimen vermögen. Bei Cutleria sind die Gameten von auffallend verschiedener Größe, der männliche ist viel kleiner als der weibliche, welch' letzterer seine Cilien bald verliert und dadurch zum ruhenden Ei wird, mit welchem der männliche Schwärmer verschmilzt. Bei Fucus endlich ist die Differenz noch eine viel auffallendere: die männlichen Schwärmer sind hier als kleine Spermatozoiden ausgebildet. Die weibliche Zelle aber hat die Bewegungsfähigkeit ganz eingebüßt, sie wird als cilienloses Ei aus dem mütterlichen Organismus ausgestoßen; die Befruchtung findet also auch hier außerhalb der Pflanzen statt, welche die Geschlechtszellen erzeugen, eine Befruchtung des Eies im Oogonium, wie sie bei den Chlorophyceen so häufig und bei den Archegoniaten ausnahmslos ist, findet bei den Phaeophyceen nicht statt.

Wir theilen die Phaeophyceen, indem wir die Tilopteriden, da deren Entwicklung gar nicht bekannt ist, und die Dictyotaceen, bei welchen der Prozess der geschlechtlichen Fortpflanzung ebenfalls noch unbekannt ist, übergehen, in folgende Gruppen ein.

1) Die Phaeosporeen[2]), oder Phaeozoosporeen zeichnen sich dadurch aus,

---

1) Nach gefälliger Mittheilung des Herrn Prof. Dr. Magnus.

2) Thuret, Recherches sur les zoospores des algues et les anthéridies des Cryptogames (Ann. d. sc. nat. Bot. III. sér. T. XIV et T. XVI.) — Derbès et Solier, Mém. sur quelques points de la physiol. des algues (Suppl. aux comptes rendus des séances de l'acad. d. scienc. T. I.). — Goebel, Zur Kenntniss einiger Meeresalgen (Bot. Zeit. 1878). — Berthold, Die geschlechtl. Fortpflanzung der eigentlichen Phaeosporeen (Mitth. aus der Zool. Stat. zu Neapel Bd. II. 1881).

dass die Fortpflanzungszellen, geschlechtliche wie ungeschlechtliche, in Form gleichgestalteter Schwärmsporen auftreten. Diese Schwärmsporen werden in zweierlei Arten von Sporangien erzeugt, in mehrfächerigen oder plurilokulären und in einfächerigen oder unilokulären. Die ersteren sind durch Zellwände in eine größere Anzahl einzelner kleiner Zellen getheilt, deren jede eine Schwärmspore erzeugt, bei den letzteren theilt sich das Plasma ohne Ausscheidung von Zellwänden in eine Anzahl von Portionen, die als Zoosporen ausschlüpfen. Auch in ihrer Form sind die beiden Sporangienarten meist verschieden, die unilokulären stellen rundliche oder ovoide, meist tiefdunkel gefärbte Körper dar, während die plurilokulären mehr länglich-cylindrisch sind. In einigen Fällen ist ermittelt, dass die in den plurilokulären Sporangien erzeugten Schwärmsporen geschlechtlich differenzirt sind und mit einander kopuliren (Ectocarpus pusillus, siliculosus, Giraudia sphacelarioides, Scytosiphon). Von den an unilokulären Sporangien erzeugten Schwärmsporen dagegen ist dies noch in keinem Falle nachgewiesen, dieselben sind also höchst wahrscheinlich ungeschlechtliche Fortpflanzungszellen. Übrigens giebt es auch Phaeosporeen, bei denen nur einerlei Art von Sporangien bekannt ist, so z. B. bei den Laminarien nur unilokuläre, bei Scytosiphon und Phyleitis nur plurilokuläre.

Der Entwicklungsgang der Phaeosporeen mag an einigen der bekannteren Formen geschildert werden.

1) Die Ectocarpeen (zu denen auch die als Mesogloeaceen und Desmarestieen bezeichneten Formen zu stellen sind) besitzen in ihren einfachsten Vertretern, wie z. B. bei der Gattung Ectocarpus selbst, einen aus einzelnen Zellreihen bestehenden, meist reich verzweigten Thallus, der sich dadurch auszeichnet, dass der Vegetationspunkt nicht an der Spitze des Fadens liegt, sondern interkalar [1]. Oberhalb des Vegetationspunktes befindet sich nämlich noch eine Reihe von Zellen, die aber in dem Maße, als sie vom Vegetationspunkt entfernt liegen, ihren Plasmainhalt verlieren und absterben. Die Seitenzweige an dem Hauptstamm entstehen an dem unterhalb des Vegetationspunkts gelegenen Fadenstück in gegen den Vegetationspunkt hin gerichteter Reihenfolge [2]; liegt aber der Vegetationspunkt, wie dies an Seitenzweigen öfters vorkommt, ganz basal, so entspringen die Seitenzweige nächst höherer Ordnung in basipetaler Reihenfolge, d. h. die Anordnung derselben richtet sich (abgesehen von eingeschalteten Zweigen) ganz nach der Lage des Vegetationspunktes. Dieselbe ist auch bei vielen andern Phaeosporeen eine interkalare, sehr deutlich z. B. bei Giraudia sphacelarioides, die wir als einen höher differenzirten Ectocarpus bezeichnen können. Junge Seitenaxen sind auch hier einfache Zellfäden, später aber gehen die Zellen an der Spitze in den Dauerzustand über, sie theilen sich jetzt nur noch durch Längswände, so dass hier ein Gewebekörper entsteht. Der Vegetationspunkt liegt an der Basis des Fadens, der hier nur aus einer einfachen Zellreihe besteht, deren Zellen fortwährend durch Spaltung sich vermehren: die obersten derselben theilen sich durch Längswände und gehen in den Dauerzustand über, der sich an älteren Fäden schließlich auf sämmtliche Zellen erstreckt, dieselben sind dann also nicht mehr wachsthumsfähig und bestehen durchgehends aus einem Gewebekörper. — Die als Mesogloeen bezeichneten Formen sind etwas complicirter gebaute Ectocarpusfäden, deren Äste aber mit einander verflochten sind und vielfach durch Vergallertung der Membranen verkleben, bei Desmarestia, Stilophora etc. aber zu einem Gewebe mit einander verwachsen.

Kopulation gleichgestalteter, in plurilokulären Sporangien erzeugter Gameten wurde für Ectocarpus pusillus und Giraudia sphacelarioides von Goebel, in anderer

---

1) Vgl. Janczewski, Sur l'accroissement du thalle des Phéosporées, Mém. de la soc. nat. de Cherbourg, t. XX.

2) Vgl. Über die Verzweigung dorsiventraler Sprosse Arb. des bot. Inst. in Würzburg, Bd. II. p. 390.

Weise von Berthold [1]) für Ectocarpus siliculosus und Scytosiphon beschrieben. Während in den zwei erstgenannten Fällen die Kopulation eine ähnliche ist, wie bei Ulothrix etc., (und zwar kopuliren nur aus verschiedenen Sporangien stammende Gameten), beschreibt Berthold den Vorgang für E. siliculosus und Scytosiphon in folgender Weise. Von den aus den plurilokulären Sporangien entstandenen Schwärmsporen sind die einen männliche Gameten, die andern weibliche, beide aber sind auch hier von gleicher Gestalt und Größe. Während nun die männlichen noch umherschwärmen, setzen sich die weiblichen frühzeitig mit einer Cilie an einen festen Gegenstand an, dem sich die weibliche Schwärmspore dann durch Verkürzung und später Einziehung der Cilie nähert, auch die zweite Cilie wird eingezogen. Dadurch hat sich die weibliche Schwärmspore zum Ei gestaltet, mit dem nun eine männliche Schwärmspore verschmelzen kann. Ein Empfängnissfleck ist hier nicht vorhanden. Beiderlei Gameten können übrigens auch ohne Kopulation keimen, die aus den männlichen Schwärmsporen hervorgegangenen Pflänzchen sind aber zum Theil sehr schwächlich. Auch die befruchtete Zygo- oder Oospore keimt sofort zu einem Ectocarpuspflänzchen aus.

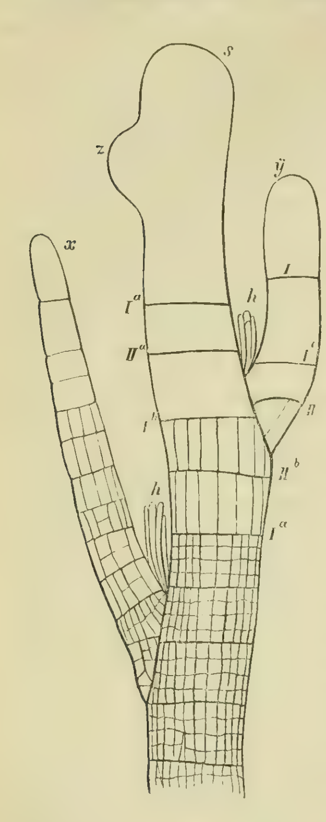


Fig. 42. Spitze eines Thallusastes von Stypocaulon scoparium (nach Geyler); s Scheitelzelle (hier der allein wachsende Theil des Thallus), welche bei z eine Zweiganlage bildet, y, x ältere Aeste, h Haare. Die Scheitelzelle wird über ihrer Basis durch die Wände I^a, I^b getheilt, jedes Segment zerfällt durch eine Querwand, II^a, II^b, in zwei scheibenförmige, später durch Längswände gefächerte Zellen.

2) Die Sphacelarien [2]), bei denen ein Geschlechtsprozess bis jetzt nicht gefunden worden ist, unterscheiden sich von den Ectocarpeen hauptsächlich durch ihren Wachsthumsmodus. Der Vegetationspunkt der Haupt- und Seitenaxen liegt hier nämlich terminal, und seine Spitze wird eingenommen von einer großen Scheitelzelle, die sich durch Querwände fächert. In den so entstandenen Segmenten (vgl. Fig. 42 Stypocaulon) findet dann weitere Gewebedifferenzirung statt, indem jede Segmentscheibe durch Längswände getheilt wird. Der Aufbau des Thallus zeigt viele interessante Einzelnheiten, auf die wir hier aber nicht näher eingehen können. Erwähnt mag hier nur noch mit Hinweis auf Fig. 42 werden, dass, wie Geyler gezeigt hat, bei Stypocaulon die Scheitelzelle der einzig wachsende Theil des Thallus überhaupt ist, an ihr werden auch die Seitenäste angelegt, die bei andern Sphacelarien erst aus den Segmenten hervorgehen. Merkwürdig ist, dass sich kurze Thallusäste einzelner Arten (Sph. tribuloides und cirrhosa) als Brutknospen ablösen; einzelne Zellen derselben wachsen dann späterhin zu kriechenden Fäden aus, an denen als Seitenäste neue Sphacelariasprosse entstehen. Es besitzen übrigens die Sphacelarien nicht selten Haarbildungen, die einen interkalaren Vegetationspunkt haben, und ebenso giebt

1) Dass dieser Beobachter bei Ectoc. pusillus keine Kopulation sah, beweist nicht, dass sie nicht stattfindet, vielmehr werden weitere Untersuchungen abzuwarten sein.

2) Pringsheim, Über den Gang der morpholog. Differenzirung in der Sphacelarienreihe (Abh. d. Berl. Akad. 1873). — Geyler, Zur Kenntniss der Sphacelarieen (Pringsheim's Jahrb. für wiss. Bot. IV. Bd.). — Über die Brutknospen: Janczewski, Les propagules du Sph. cirrhosa. Mém. de la soc. nat. d. scienc. de Cherbourg. T. XVIII. 1872.

es Ectocarpusarten mit kriechendem Hauptfaden, an dem die andern, sporangientragenden Fäden als Seitenaxen entstehen; der Vegetationspunkt dieser kriechenden Fäden ist ebenfalls ein terminaler. Die Lage des Vegetationspunktes giebt somit kein scharfes Kriterium zwischen den beiden Phaeosporeengruppen ab und ebensowenig die höhere Gewebedifferenzirung der Sphacelarien, die wir ja auch bei einer an die Ectocarpeen sich anschließenden Phaeosporee, bei Giraudia sphacelarioides, auftreten sehen.

3) Eine eigenthümliche Stellung nehmen dagegen die Laminarien[1]) ein. Sie gehören, wie schon oben erwähnt, zu denjenigen, welche die größten Längendimensionen im Pflanzenreich überhaupt erreichen. Der Thallus besitzt einen mehr oder minder langen Stiel, der am Substrate durch Haftwurzeln, die sich Steinen, andern Algenstämmen etc. dicht anpressen, befestigt ist, und nach oben übergeht in eine flächenförmige, getheilte oder ungetheilte Ausbreitung. Der Stiel mancher Arten erreicht dabei eine beträchtliche Dicke (bei Laminaria Cloustoni und flexicaulis sind Stämme mit einem Durchmesser von 3 cm nicht gerade selten, bei den Lessonien wird er zu 20 cm angegeben). Es rührt dies daher, dass der Stiel ein nachträgliches Dickenwachsthum besitzt, welches in einem unter der Rinde liegenden Theilungsgewebe stattfindet, das aber gegen das ältere Gewebe hin nicht scharf abgegrenzt ist. In der Rinde befinden sich Gummigänge von ähnlichem Baue wie bei den Cycadeen. Die Mittelregion des Stieles wird eingenommen von einem mehr lockeren Gewebe. Die Zellen desselben

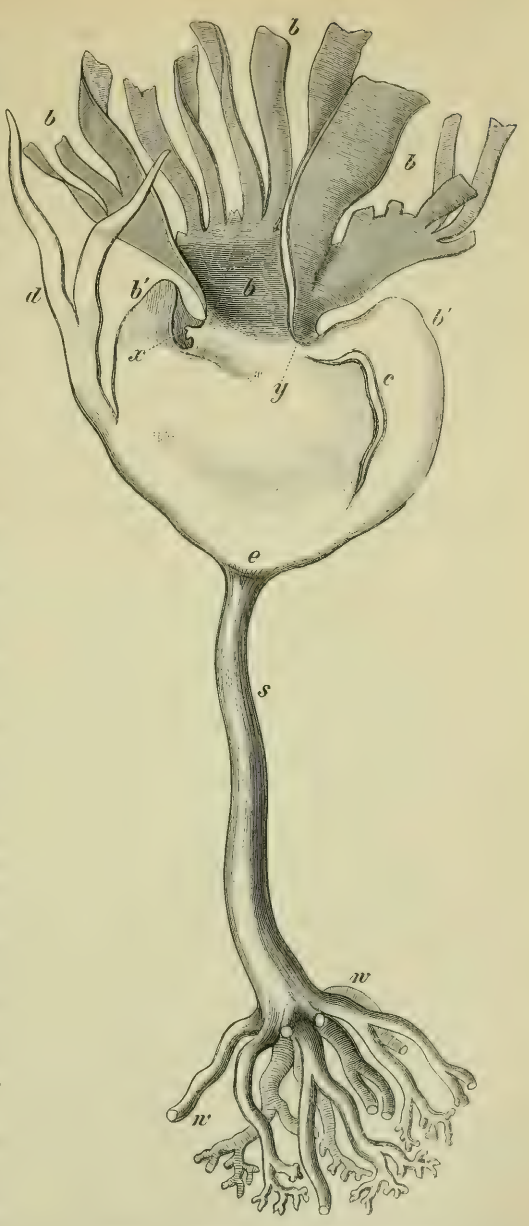


Fig. 43. Laminaria Cloustoni, ein in Erneuerung seines »Laubes« begriffenes Exemplar ca. 3mal verkleinert. *s* Stiel, *w* wurzelartige Haftorgane (Endigungen derselben theilweise abgeschnitten), *e* Vegetationszone, *b'* neuer Spreitentheil, der bei *c* sich bereits zu spalten beginnt, bei *d* schon gespalten hat, *b* der alte Spreitentheil oberhalb des neuen; er geht zu Grunde und wird abgeworfen.

1) Le Jolis, Examen des espèces confondues sous le nom de Laminaria digitata suivi de quelques observations sur le genre Laminaria. Nova acta acad. Leop. Carol.

bilden nämlich fadenförmige, pilzhyphenähnliche Äste, die zwischen die Markzellen (deren Membranen stark aufquellen) hineinwachsen und sie auseinanderdrängen.

Der Vegetationspunkt hat hier eine interkalare Lage, ähnlich wie bei den Ectocarpeen. Er befindet sich am Ende des Stieles, da wo derselbe in die laubartige Ausbreitung übergeht. Hier befindet sich ein Theilungsgewebe, und hier findet dann auch der Längenzuwachs des Stieles statt. Während bei einigen Laminarien (z. B. L. flexicaulis) die flache, sehr bedeutende Länge und Breite erreichende Ausbreitung am Ende des Stiels erhalten bleibt und sich vergrößert, so lange das Individuum überhaupt lebt, ist dies bei andern Arten nicht der Fall. Während nämlich der Stiel perennirt, wird der Spreitentheil alljährlich abgeworfen (vgl. auch den oben für Acetabularia geschilderten Vorgang). Fig. 43 zeigt ein solches Exemplar von Laminaria Cloustoni, das im Begriffe ist, seinen alten Spreitentheil, der in der Figur schraffirt und mit *bb* bezeichnet ist, abzuwerfen. Bei *c* liegt der Vegetationspunkt. Aus ihm ist die breite zwischen *e* und *bb'* gelegene Platte, die neue Spreite, hervorgegangen. Durch Längsspalten theilt sich dieselbe handförmig in einzelne Abschnitte wie die alte Spreite. Solche Abschnitte sind bei *d* schon zwei frei geworden, bei *c* bildet sich eben ein Spalt in der neuen Spreite. Andere Arten, wie z. B. L. saccharina, die wie L. Cloustoni in der Nordsee, im atlantischen Ocean etc. vorkommt, besitzen eine sehr lange, ungetheilte Spreite. Diese ist bei Agarum durch viele rundliche Löcher durchbrochen, und noch merkwürdigere Gestaltungen finden sich bei den großen Laminarieen der südlichen Hemisphäre, wie z. B. Makrocystis und Lessonia, deren Habitus ohne Abbildungen aber nicht wohl zu erläutern ist. Von Fortpflanzungsorganen sind, wie erwähnt, nur unilokuläre Sporangien bekannt, ein Geschlechtsprozess ist bis jetzt nicht aufgefunden, dürfte aber doch wohl vorhanden sein.

4) Sicher nachgewiesen ist ein solcher für die Cutleriaceen[1]), die sich eigentlich den Ectocarpeen direkt anschließen, und hier nur deshalb von denselben getrennt erscheinen, weil sie den Übergang zu den Fucaceen durch ihre Befruchtungserscheinungen vermitteln. Es wird die kleine Gruppe der Cutleriaceen gebildet aus zwei Gattungen, Cutleria und Zanardinia, von denen wir hier nur die erste in ihrer Entwicklung kurz schildern, die zweite gelegentlich zum Vergleich heranziehen wollen. Cutleria besitzt einen fleischigen, mehrschichtigen, flach ausgebreiteten Thallus, der sich am Rande in einzelne, schmale Abschnitte spaltet. Der Vegetationspunkt liegt am Rande, aber nicht an der Außengrenze desselben. Man erhält eine zutreffende Vorstellung, wenn man sich den Rand eines Cutleriathallus zusammengesetzt denkt aus einer Anzahl neben einander und in einigen Lagen über einander liegender Ectocarpusfäden, deren jeder seinen eigenen interkalaren Vegetationspunkt und unterhalb desselben auch Seitenäste besitzt. Nach hinten aber verwachsen diese Fäden zu einem soliden Gewebe, dessen Entstehung aus der Verschmelzung getrennter Elemente späterhin nicht mehr zu erkennen ist. Die Geschlechtsorgane stehen bei Cutleria diöcisch vertheilt, auf den einen Individuen also Antheridien, auf den andern Oogonien (bei Zanardinia dagegen stehen sie neben einander). Sie stehen in Gruppen zusammen auf der Thallusfläche, Antheridien wie Oogonien stellen Äste kurzer Zellfäden dar, die aus Rindenzellen entspringen. Beide haben die Gestalt plurilokulärer Sporangien, deren Fächer aber bei den männlichen kleiner sind als bei den weiblichen. In jedem Fache der weiblichen Sporangien (Oogonien) entsteht ein großer weiblicher Schwärmer, in jedem der männlichen (Antheridien) zwei kleine männliche. Indem jedes Fach der Geschlechtssporangien sich öffnet, werden die beiderlei Schwärmzellen entlassen. Die weiblichen kommen aber bald zur Ruhe, sie

---

1855, comptes rendus 1855. — Janczewski, Observations sur l'accroiss. du thalle des Phéosp., Mém. de la soc. nat. de Cherbourg, T. XX, 1875, p. 13 des Sep.-Abdr.

1) Reinke, Entwicklungsgesch. Unters. über die Cutleriaceen des Golfes von Neapel (Nova acta Leop. Carol. Bd. XL.). — Falkenberg, Die Befruchtung und der Generationswechsel von Cutleria (Mittheil. aus der zool. Station zu Neapel. Bd. I. 1876).

runden sich zum Eie ab, an welchem ein hyaliner Fleck, der die Stelle des farblosen Schnabels des weiblichen Schwärmers einnimmt, der Empfängnissfleck ist. Aus dem befruchteten Ei, der Oospore, geht nun aber nicht direkt ein neuer Cutleriathallus hervor. Sie entwickelt sich zunächst zu einem keulenförmigen (ursprünglich aus einer Zellreihe bestehenden) Gewebekörper, an welchem später seitliche, flache Äste entstehen, welche kriechen und ein ganz anderes Wachsthum zeigen, als die Geschlechtsgeneration (Falkenberg, a. a. O.). Der Vegetationspunkt besteht nämlich nicht aus randständigen Fäden, die mit ihren hinteren Theilen mit einander verschmelzen, sondern wird durch eine zusammenhängende Reihe randständiger Initialzellen gebildet. Wie aus diesen kriechenden Flachsprossen der aufrechte, anders wachsende Cutleriathallus hervorgeht, ist noch nicht bekannt, vielleicht durch Vermittlung von Schwärmsporen, die dann direkt zu einem Cutleriathallus auskeimen.

5) Fucaceen. Der Befruchtungsprozess der Fucaceen[1]) unterscheidet sich im Grunde nur dadurch von dem der Cutleriaceen, dass das Ei hier seine Bewegungsfähigkeit vollständig verloren hat, es ist eine von Anfang an cilienlose nackte Zelle, die aus dem Oogonium durch einen Quellungsprozess der Membran ausgestoßen wird. Im Aufbau[2]), Wachsthum und Gliederung ihres Thallus weichen die Fucaceen dagegen von den Cutleriaceen sehr bedeutend ab. Sie umfassen in der engen, von Thuret angenommenen Umgrenzung einige Gattungen großer Meeresalgen, deren oft viele Fuß langer Vegetationskörper mit einer verzweigten Haftscheibe an Steinen und dgl. festsitzt und knorpelige Consistenz zeigt. Als »Thallus« kann man eigentlich nur noch die Vegetationskörper von Fucus, Fucodium (Pelvetia), Himanthalia u. a. bezeichnen, während er bei der Gattung Sargassum z. B. eine Gliederung in Stamm und Blatt erreicht, die der höherer Pflanzen gleichkommt. Der Vegetationspunkt liegt hier wieder terminal in einer Einsenkung des Scheitels, er besitzt eine nach den vorliegenden Angaben bei den verschiedenen Gattungen verschiedene Zellanordnung. Für Sargassum, Cystosira u. a. wird eine »tetraëdrische« Scheitelzelle angegeben. Bei Fucus ist nach Rostafinski der Scheitel eingenommen von Zellen (»Initialen«), welche die Form vierseitiger abgestutzter Pyramiden haben und abweichend basale (der Grundfläche parallele) und seitenständige (den Seitenflächen parallele) Segmente bilden. Erstere liefern nur Markzellen, letztere der Hauptsache nach Rindenzellen.

Die Verzweigung von Fucus ist eine dichotomische, nicht selten ist auch die weitere Ausbildung schön gabelig. In andern Fällen wird sie sympodial wie in Fig. 44. Die Verzweigungen liegen, abgesehen von späteren Verschiebungen, sämmtlich in einer Ebene. Das Gewebe besteht an der Oberfläche aus dichtgedrängten kleinen Zellen, welche zusammen die Rinde bilden und länger theilungsfähig bleiben, als die Zellen des Markes. Die innersten Rindenschichten, welche an das aus langgestreckten Zellen bestehende Markgewebe angrenzen, erzeugen später durch seitliche Ausstülpung fadenförmige Äste. Diese wachsen zwischen die Zellen des Markgewebes hinein und drängen die Zellen desselben, deren Wände jetzt schon gallertig gequollen sind, aus einander, so dass sich später die Markzellen in einem dichten Geflecht dieser Fäden befinden (vgl. das Markgewebe der Laminarien). Die Zellwände des Markgewebes bestehen oft deutlich aus zwei verschiedenen Lagen, einer inneren, dünnen, festen, derben Schicht und einer äußeren, gallertigen, sehr quellungsfähigen, welche die Zwischenräume der Zellen erfüllt und als strukturlose »Intercellularsubstanz« erscheint; sie ist offenbar die Ursache der schlüpfrigen Beschaffenheit, welche die Fucaceen bei längerem Liegen in süßem Wasser an-

---

1) Thuret, Recherches sur la fécondation des Fucacées (Ann des scienc. nat. IV. sér. T. 2. 1854). — Pringsheim, Über Befruchtung und Keimung der Algen und das Wesen des Zeugungsaktes (Monatsber. der Berl. Akad. 1855).

2) Rostafinski, Beiträge zur Kenntniss der Tange. Heft I. 1876. — Reinke in Pringsheim's Jahrb. Bd. X.

nehmen. Häufig weichen im Innern umfangreiche Gewebemassen aus einander, und bilden so lufterfüllte Höhlen, die nach außen blasig aufgetrieben werden und dem an ihrer Basis festsitzenden Thallus als Schwimmorgane dienen. Bei Sargassum werden kurze Seitenästchen blasenförmig aufgetrieben und erscheinen dann in Form gestielter Beeren. — Ungeschlechtliche Fortpflanzungsorgane besitzen die Fucaceen nicht, wenn man dazu nicht etwa die Adventivsprosse rechnen will, die an der Basis des Thallus nicht selten auftreten und nach Reinke endogen angelegt werden an jenen oben erwähnten fadenförmigen Ästen der innern Rindenzellen.

Dagegen ist die durch Thuret's und Pringsheim's Arbeiten bekannte geschlechtliche Fortpflanzung eine sehr ausgiebige.

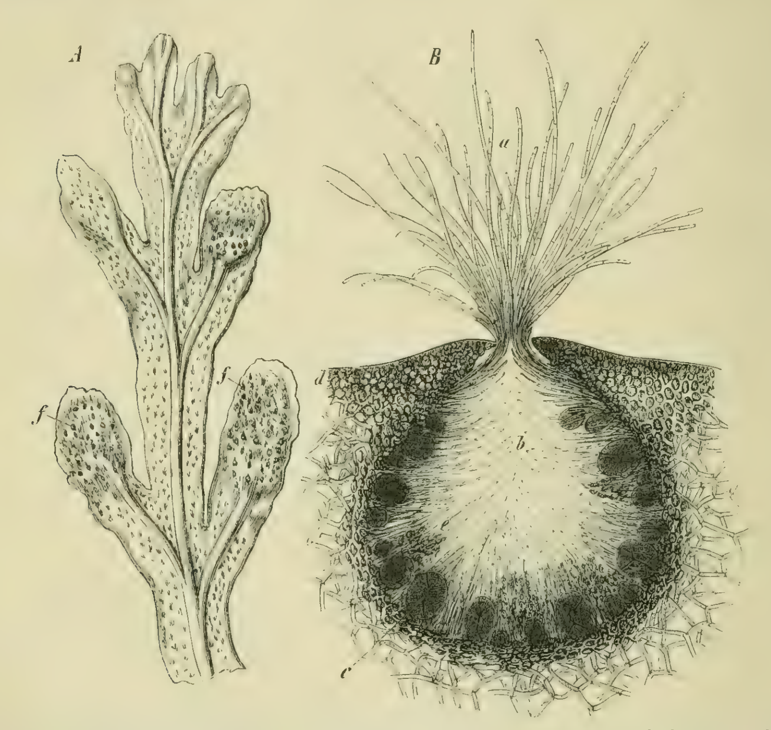


Fig. 44. Fucus platycarpus nach Thuret. *A* Ende eines größeren Zweiges in natürl. Größe; *ff* fertile Zweige; *B* Querschnitt eines Behälters; *d* umgebendes Hautgewebe; *a* die aus der Mündung hervorragenden Haare, *b* innere Haare, *c* Oogonien, *e* Antheridien (vgl. Fig. 2).

Die Antheridien und Oogonien entstehen in kugeligen Höhlungen (Conceptacula), die auf dem Ende längerer Gabeläste oder eigenthümlich gebildeter, seitlicher Sprosse dicht gedrängt und zahlreich erscheinen. Diese Behälter entstehen aber nicht im Inneren des Gewebes, sondern als Vertiefungen der Oberfläche[1]), die von dem umliegenden Gewebe umwallt und so überwachsen werden, dass schließlich nur eine enge, nach außen mündende Öffnung übrig bleibt. Aus den das Conceptaculum auskleidenden Zellen sprossen die Zellfäden hervor, welche die Antheridien und Oogonien erzeugen.

---

1) Nach Bower (On the development of conceptacle in the Fucaceae, Quart. Journal of Microsc. Science 1880) wird die Bildung des Conceptaculums durch das Absterben und Schwinden einer zur Außenrinde gehörigen Zelle eingeleitet, das Wachsthum dieser Zelle war vorher schon schwächer.

Manche Arten sind monöcisch, d. h. beiderlei Geschlechtsorgane entwickeln sich in demselben Behälter, wie bei Fucus platycarpus (Fig. 44); andere sind diöcisch, indem die Behälter der einen Pflanze nur Oogonien, die der anderen Antheridien enthalten (Fucus vesiculosus, serratus, nodosus, Himanthalia lorea). Zwischen den Geschlechtsorganen entstehen zahlreiche Haare in den Conceptakeln, sie sind nicht verzweigt, lang, dünn, gegliedert und ragen bei F. platycarpus aus der Mündung des Behälters büschelförmig hervor. Die Antheridien entstehen an verzweigten Haaren als seitliche Auszweigungen derselben; ein Antheridium besteht aus einer dünnwandigen, ovalen Zelle, deren Protoplasma in zahlreiche, kleine Spermatozoiden zerfällt; diese sind an einem Ende zugespitzt, mit je zwei Cilien versehen und beweglich; im Inneren enthalten sie einen rothen Punkt. — Die Entstehung des Oogoniums beginnt mit der papillösen Auswölbung einer Wandungszelle des Behälters; die Papille wird durch eine Querwand abgegrenzt und theilt sich, indem sie in die Länge fortwächst, in zwei Zellen, eine untere, die Stielzelle, und eine obere, die das Oogonium darstellt, indem sie kugelig oder ellip-



Fig. 45. Fucus vesiculosus nach Thuret. *A* ein mit Antheridien besetztes verzweigtes Haar, *B* Spermatozoiden; *I* ein Oogonium *og* nach der Theilung des Inhalts in acht Portionen (Eier), umgeben von einfachen Haaren *p*; *II* beginnende Entleerung der Eikugeln; die Haut *a* ist geplatzt, die innere *i* bereit sich zu öffnen (beide zusammen sind eine innere Schale der Oogonienhaut); *III* Eikugel umgeben von Spermatozoiden; *IV* u. *V* Keimung der Oospore (*B* 330, alle übrigen 160mal vergr.).

soidisch anschwillt und sich mit dunkelfarbigem Protoplasma erfüllt. Dieser Protoplasmakörper des Oogoniums bleibt bei einigen Gattungen (Pycnophycus, Himanthalia, Cystoseira, Halidrys) ungetheilt, der ganze Inhalt des Oogoniums bildet also eine Eikugel; bei anderen (Pelvetia) theilt er sich in zwei oder vier (Ozothallia vulgaris) oder acht (Fucus). — Die Befruchtung findet außerhalb der Conceptakeln statt. Die Befruchtungskugeln (Eier) werden, umgeben von einer inneren Haut des Oogoniums, entleert und treten durch die Öffnung des Behälters nach außen, ebenso lösen sich die Antheridien ab und sammeln sich vor dem Ostiolum haufenweise an, wenn die fertilen Zweige außer Wasser in feuchter Luft liegen; kommen sie dann wieder mit Meerwasser in Berührung, so öffnen sich die Antheridien und entlassen die Spermatozoiden; die Eikugeln werden ebenso aus der sie noch umgebenden Hülle entlassen, die sich hierbei als aus zwei gesonderten Schichten bestehend erkennen lässt (Fig. 45 *II*). Die Spermatozoiden sammeln sich zahlreich um die Eier, hängen sich an ihnen fest, und wenn ihre Zahl hinreichend groß, ihre Beweglichkeit energisch ist, so versetzen sie die an sich träge, sehr große

Eikugel in eine rotirende Bewegung, die etwa 1/2 Stunde dauert. Ob Spermatozoiden in die Eikugel eindringen, lässt THURET unentschieden; die Analogie mit den von PRINGSHEIM beobachteten Vorgängen bei Vaucheria und Oedogonium und den neuerdings ganz allgemein bei dem Geschlechtsprozess beobachteten Vorgängen lässt aber nicht daran zweifeln, das eines (oder einige) ihre Substanz mit der der nackten Protoplasmakugel vermischen. Kurze Zeit nach jenen Vorgängen umgiebt sich die Oospore mit einer Zellhaut, sie setzt sich an irgend einem Körper fest und beginnt, ohne eine Ruheperiode durchzumachen, zu keimen, indem sie sich verlängernd zunächst eine Quertheilung erleidet, auf welche nun zahlreiche andere Theilungen folgen; der so entstehende Gewebekörper treibt an der Berührungsstelle ein wurzelähnliches hyalines Haftorgan, während das freie dicke Ende (Fig. 45 *IV*) den fortwachsenden Scheitel bildet. Die Entwicklung eines fertilen Thallus aus der Oospore ist noch nicht beobachtet, der ganze Formenkreis der Fucaceen also noch nicht sicher festgestellt.

C. Die Florideen[1]) oder Rhodophyceen.

Die Florideen oder Rothtange, Rhodophyceen oder Rhodospermeen, unterscheiden sich von den beiden andern großen Algenreihen, den Chlorophyceen und Phaeophyceen, hauptsächlich durch die Art und Weise ihrer geschlechtlichen Fortpflanzung. Während bei jenen aus der Vereinigung eines resp. mehrerer männlicher Sexualelemente mit einem weiblichen eine Zygospore oder Oospore hervorging, ist der Vorgang bei den Florideen ein anderer. Hier findet sich vor der Befruchtung ein einzelliger oder aus mehreren Zellen zusammengesetzter weiblicher Sexualapparat, das Prokarp, der in zwei Theile von verschiedener Funktion zerfällt, einen Empfängnissapparat, das Trichogyn, und einen Theil der in Folge der Befruchtung zu einem Vegetationsprozesse angeregt wird, welcher zur Bildung der Sporen führt. Dieser Theil wird als Karpogon bezeichnet (das aus einer oder mehreren »karpogenen Zellen« bestehen kann); die aus ihm durch Sprossung etc. hervorgegangenen Sporen als Karposporen, im Gegensatz zu den ungeschlechtlich erzeugten, gewöhnlich durch Viertheilung einer Mutterzelle entstandenen Tetrasporen. Die Befruchtung wird vollführt durch cilienlose, nur passiv bewegliche, männliche Geschlechtszellen, die Spermatien[2]).

---

1) NAEGELI und CRAMER, Pflanzenphysiol. Unters. Zürich 1855 Heft I, 1857 Heft IV; THURET, Ann. d. sc. nat. 1855 (Recherches sur la fécondation etc.); NAEGELI, Neue Algensysteme 1847, id. Sitzungsber. der Bayer. Akademie der Wissensch. 1861. vol. II; BORNET et THURET, Recherches sur la fécondation des Floridées (Entdeckung der Befruchtung). Ann. d. scienc. nat. 5e sér. T. VII. 1867. p. 137; SOLMS-LAUBACH, Über die Fruchtentwicklung von Batrachospermum. Bot. Ztg. 1867; BORNET et THURET, Notes algologiques, Ier fascicule 1876; JANCZEWSKI, Notes sur le développement du cystocarpe des Floridées (Mém. de la soc. nationale des scienc. nat. de Cherbourg. T. XX); THURET, Etudes phycologiques. Paris 1878. Weitere Literatur unten, bezüglich der Vegetationsorgane bei FALKENBERG a. a. O.

2) Früher unpassend auch als Spermatozoiden bezeichnet.

Das Prokarp ist bei den einzelnen Gattungen dieser sehr formenreichen Abtheilung von sehr verschiedener Gestalt, Ausbildung und Lage im Thallus. Einen der einfachsten Fälle repräsentirt die Gattung Nemalion, wo dasselbe einzellig ist (*t*, *c* Fig. 49), die lang ausgezogene Spitze *t* ist das Trichogyn, der untere zwiebelförmig angeschwollene Theil des Prokarps *c* das Karpogon. Die Spermatien kopuliren mit dem Trichogyn, ihr Protoplasmainhalt tritt in dasselbe über. Das Trichogyn selbst aber wird dadurch nicht zu einer Weiterentwicklung angeregt, vielmehr geht es, nachdem eine Querwand dasselbe von dem Karpogon abgegrenzt hat, zu Grunde. Aus dem Karpogon aber sprossen in Folge der Befruchtung Zweige hervor, die sich in Querwände abtheilen, jede der so entstandenen Zellen ist eine Karpospore, die sofort zu keimen vermag. Und noch in einfacherer Weise geht, wie unten zu schildern sein wird, der Befruchtungsprozess bei den Gattungen Bangia

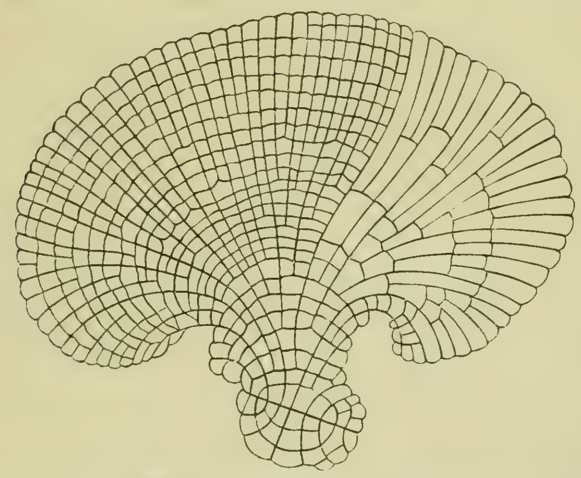


Fig. 46. Junger Thallus von Melobesia Lejolisii, welcher an der ellipsoiden, unten befindlichen Keimscheibe entstanden ist. Rechts sind die periklinen Wände weggelassen (nach ROSANOFF und SACHS).

und Porphyra vor sich. Die Befruchtungsvorgänge im Einzelnen bedürfen noch vielfach der Aufklärung. In Fällen wie der von Nemalion eben erwähnte ist der Vorgang vielleicht der, dass der Kern der Prokarpzelle zuerst im Trichogyn sich befindet, dort mit dem des Spermatiums sich vereinigt und dann in den Karpogontheil hinunter wandert. Wo Trichogyn und Karpogon von Anfang an von einander durch Querwände abgegrenzt sind, muss der Vorgang ein complicirterer sein, aber auch hier ist anzunehmen, dass den karpogenen Zellen Substanz des Spermatiums, die zunächst vom Trichogyn aufgenommen wird, zugeführt wird.

Es sind die Florideen eine außerordentlich formenreiche Algengruppe, die mit wenigen Ausnahmen (Batrachospermum, Lemanea, Thorea, Arten von Chantransia, Bangia und Hildebrandtia) dem Meere angehört. Im Leben sind sie meist roth oder violett gefärbt, nicht selten aber auch schmutzig

grün oder schwärzlich (z. B. Batrachospermum). Die grüne Farbe der Chlorophyllkörper ist nämlich durch ein rothes Pigment[1]) verdeckt, übrigens stimmt das Absorptionsspektrum eines alkoholischen Chlorophyllextraktes aus Florideen mit dem aus phanerogamen Gewächsen nicht ganz überein. Der rothe Farbstoff ist im kalten Wasser löslich, im durchfallenden Licht karminroth, im reflektirten röthlich gelb (bei Rythiphloea grünlich), diese Fluorescenz zeigen auch die Chlorophyllkörper selbst, wenn der rothe Farbstoff (das Phycoerythrin) bei Verletzung der Zellen aus ihnen herausdiffundirt. In ihren optischen Eigenschaften zeigen das Florideenroth und Florideengrün viel Übereinstimmung.

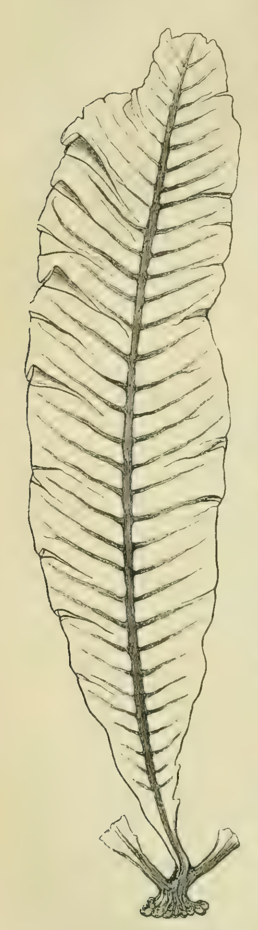


Fig. 47. Delesseria (Wormskjoldia) sanguinea. Blattförmiger Thallus mit Haftscheibe, rechts und links Basaltheile von zwei andern blattförmigen Ästen.

Der Thallus besteht bei den einfachsten Formen aus verzweigten Zellreihen, die sich durch Spitzenwachsthum unter Quertheilung ihrer Scheitelzellen verlängern. Eine scheinbare Gewebebildung wird bei vielen Ceramiaceen dadurch hervorgebracht, dass Zweige ihren Mutteraxen dicht angeschmiegt fortwachsen und sie mit einer Berindung umgeben; ähnlich wie bei Chara und bei den Phaeosporeen giebt es auch hier Formen, bei denen Gewebebildung durch Verschmelzung ursprünglich getrennter Äste zu Stande kommt. Bei andern Florideen ist der Thallus eine Zellenfläche, die aber häufig mehrschichtig wird; bei manchen (Hypoglossum, Delesseria) nimmt er den Umriss gestielter Laubblätter an, denen auch eine Nervatur nicht fehlt (s. Fig. 47); bei anderen (Sphaerococcus, Gelidium) sind es mehr fadenförmige oder schmal bandartige Gewebekörper, die sich vielfach verästeln (Plocamium u. a.). In allen diesen Fällen findet nach Naegeli (Neuere Algensysteme p. 248) Spitzenwachsthum durch eine Scheitelzelle statt; bei den einfacheren Formen besteht die Segmentbildung in Quertheilungen, bei anderen werden durch schiefe Wände zwei bis drei Segmentreihen gebildet. Eine artenreiche Gruppe, die Melobesiaceen (vgl. Fig. 46), eine Unterabtheilung der Corallineen, bildet scheibenförmige Thallome, die centrifugal am Umfang fortwachsen und der Unterlage, meist größeren Algen, dicht anliegen, ähnlich wie Coleochaete scutata, der Thallus ist aber

1) Vgl. Rosanoff in Comptes rendus 9. April 1866; Askenasy, Bot. Ztg. 1867; Pringsheim, Über nat. Chlorophyllmodifikationen und die Farbstoffe der Florideen. Monatsber. d. Berl. Akad. Dec. 1876.

mehrseitig und seine Zellwände mit Kalk inkrustirt; in noch auffallenderem Maße ist dies der Fall bei anderen Corallineen, deren aufstrebende Äste nicht eine Scheitelzelle, sondern zahlreiche Initialen besitzen.

Ungeschlechtliche Vermehrung wird durch unbewegliche Gonidien vermittelt, welche sehr häufig zu je vier in einer Mutterzelle entstehen und daher Tetrasporen (besser Tetragonidien) genannt werden; zuweilen erzeugt die Mutterzelle jedoch ein, zwei oder acht Gonidien, den Lemaneaceen fehlen sie ganz. Wenn der Thallus aus Zellreihen besteht, so werden die Tetragonidien in der Endzelle seitlicher Zweige erzeugt, bei anderen liegen sie im Thallusgewebe eingebettet, oft in besonders geformten Zweigen in großer Zahl (Fig. 48 *t*), die auch als Stichidien bezeichnet werden.

Gewöhnlich stehen die Geschlechtsorgane an Exemplaren, welche keine Gonidien bilden, und zwar entweder monöcisch oder diöcisch. Indes findet man auch nicht selten (z. B. bei Polysiphonia variegata) Individuen, die gleichzeitig Tetrasporen und Geschlechtsorgane tragen. Eigenthümliche (übrigens näher zu prüfende) Verhältnisse hat Sirodot für die Süßwasserfloridee Batrachospermum beschrieben. Hier geht aus der Keimung der Karposporen nicht direkt wieder eine Batrachospermumpflanze hervor, sondern ein Vorkeim, der aus einfachen Zellfäden besteht, und seiner Ähnlichkeit mit dem Protonema der Moose halber (s. diese) auch als solches bezeichnet werden kann. Dieses Protonema (das theilweise als besondere zur Gattung Chan-



Fig. 48. Plocamium, Stück eines Exemplars mit Tetrasporen tragenden Ästen (*t*).

transsia gehörige Species beschrieben wurde) producirt nun einzellige Gonidien: eiförmige, an der Spitze von Zweigen abgetrennte Zellchen, während der Batrachospermumpflanze selbst, die als Seitenast an dem Protonema entsteht und von Anfang an andere Struktur, Verzweigung u. s. w. hat, die Gonidienbildung ganz abgeht. Ein ähnlicher Vorkeim, der aber keine Gonidien besitzt, findet sich auch bei der ziemlich complicirt gebauten Süßwasserfloridee Lemanea, die auf Steinen in fließenden Gebirgsbächen lebt, während Batrachospermum auch in stagnirenden, kalten Quellen vorkommt.

Die Spermatien sind rundliche, von einer dünnen Membran umgebene Zellen, sie haben bei Batrachospermum nach SIRODOT die Fähigkeit, wenn sie in nächster Nähe des Trichogyns liegen bleiben, einen kurzen Schlauch gegen dasselbe hin zu treiben. Gewöhnlich aber haften sie dem Trichogyn in Ein- oder Mehrzahl direkt an und vereinigen ihren Plasmainhalt mit dem des letzteren. Es sind die Spermatienzellen des Thallus, die sich durch Vergallertung der Außenschicht ihrer Mutterzellmembran loslösen. Bei Batrachospermum sitzen die Spermatienmutterzellen einzeln am Ende längerer, gegliederter Zweige, bei den Ceramieen sitzen sie in großer Zahl dicht beisammen auf einer gemeinsamen Axe als Endglieder eines sehr kurzgliedrigen Verzweigungssystems; solche Gruppen von Spermatienmutterzellen werden auch hier als Antheridien bezeichnet. Bei Nitophyllum bedecken sie dichtgedrängt einzelne Flächenstücke des aus einer Zellschicht bestehenden Thallus, bei den Corallineen entstehen sie in Höhlungen, überwölbt von dem umliegenden Gewebe.

Von einer wenn auch nur kurzen Aufzählung der einzelnen Familien muss hier abgesehen werden, um so mehr als viele derselben noch nicht genügend erforschst sind; im Folgenden sollen nur die bemerkenswerthesten Erscheinungen in der Bildung des Prokarps und bei der Befruchtung namhaft gemacht werden.

1) Der einfachste Fall von Prokarp- und Karposporenbildung findet sich bei den Bangiaceen, die aus zwei Gattungen, Bangia und Porphyra [1]) bestehen, von denen die erstere aus Zellfäden, die letztere aus einschichtigen Zellflächen besteht. Die Spermatien entstehen, indem sich eine Thalluszelle unter gleichzeitiger Entfärbung in eine Anzahl kleiner Tochterzellen theilt, die durch Auflösung der Mutterzellmembranen frei werden. Das Prokarp unterscheidet sich nur durch eine kleine Ausstülpung, welche das rudimentäre Trichogyn darstellt, von den vegetativen Thalluszellen. Nachdem ein Spermatium mit demselben verschmolzen ist, theilt sich die karpogene Zelle, die hier fast allein das Prokarp darstellt, in acht Sporen, die als nackte, eine Zeit lang amoeboide Bewegung zeigende Plasmakugeln entleert werden, dann sich mit einer Membran umgeben und keimen. Es ist klar, dass dieser Fall sich von der Art und Weise der geschlechtlichen Fortpflanzung z. B. von Oedogonium oder Sphaeroplea nur in untergeordneten Punkten unterscheidet. Dass das männliche Element bei Baugia kein Spermatozoid, sondern ein bewegungsloses Spermatium ist, hängt mit der Lebensweise zusammen, und

1) JANCZEWSKI, Études anatomiques sur les Porphyra Ann. d. scien. nat. Sér. V, T. XVII. — BERTHOLD, Zur Kenntniss der Bangiaceen (Mittheilungen der zool. Station zu Neapel, Bd. II..)

was das Trichogyn betrifft, so finden wir eine Einrichtung zur Leitung der männlichen Geschlechtszellen auch bei Oedogonium, Coleochaete etc.; dass bei Bangia kein offener Kanal entsteht, hängt mit der Bewegungslosigkeit des Spermatiums zusammen, bei welcher das Hineingelangen des Spermatiums in eine solche Öffnung noch ganz besondere Einrichtungen erfordern würde. Was die befruchtete karpogene Zelle von Bangia anbelangt, so verhält sich dieselbe ganz ähnlich wie eine Oospore von Oedogonium etc., nur dass sich die letztere erst, nachdem sie eine Ruheperiode durchgemacht hat, in eine Anzahl (hier schwärmender) Tochterzellen theilt, deren jede eine neue Pflanze erzeugt. — Außer den Karposporen hesitzen die Bangiaceen auch ungeschlechtliche, durch Achttheilung einer Mutterzelle entstandene Gonidien, die Süßwasser-Bangiaarten[1]) besitzen nur solche ungeschlechtlich erzeugten Sporen.

Auch die Nemalieen besitzten ein einzelliges Prokarp, aber mit charakteristisch entwickeltem Trichogyn und Erzeugung der Sporen durch einen durch die Befruchtung angeregten Wachsthumsprozess des Karpogons. Es wurde dieser Prozess oben schon kurz beschrieben, hier mag an der Hand der Abbildung (Fig. 49) noch einmal das Charakteristische desselben hervorgehoben werden. Fig. 49 zeigt in *I* links das einzellige Prokarp, bestehend aus einem haarförmig verlängerten oberen Theil, dem Trichogyn (*t*), dessen Spitze zwei Spermatien (*sp*) anhaften. Nach der Befruchtung wird dasselbe vom Karpogon durch eine Querwand abgegrenzt (*II* Fig. 49) und durch Theilungen vielzellig,

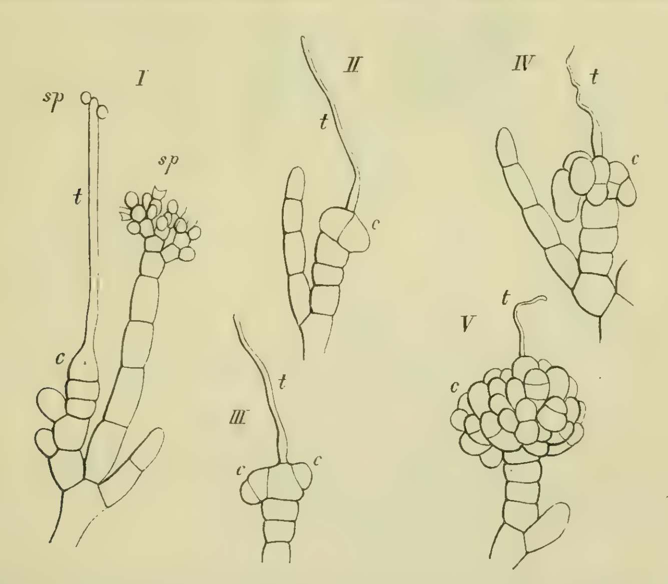


Fig. 49. Nemalion multifidum; *I* ein Zweig mit Karpogon *c* und Spermatien *sp*; *II*, *III* beginnende Fruchtbildung, *IV*, *V* Ausbildung des Sporenhaufens. — *t* bedeutet überall Trychogyne, *c* Karpogon und Frucht (nach Thuret und Bornet).

in *II* Fig. 49 ist bereits eine Längswand im Karpogon aufgetreten. Die Theilzellen wölben sich nach außen und bilden einen dichten Haufen kurzer Zweige (*IV*, *V*, *c*), die sich in einzelne zu Karposporen werdende Zellen segmentiren. Das Trichogyn geht unterdessen, wie *IV* und *V* Fig. 49 zeigen, zu Grunde. Diese einfache aus einem Knäuel bestehende Sporenfrucht (Glomerulus) erhält bei Batrachospermum eine lockere Fruchthülle dadurch, dass unterhalb des Karpogons längere Zellen hervorwachsen.

---

1) Sie wachsen an Brunnen, Mühlrädern und Kanalmauern etc.

Bei den Ceramien, Spermothamnien, Wrangelien etc. ist das Prokarp schon vor der Befruchtung ein mehrzelliger Körper, der aus der Endzelle eines kurzen Zweiges entsteht. Als Beispiel diene Spermothamnium hermaphroditum, von welchem Fig. 50 *A* links ein Antheridium (*an*) rechts ein Prokarp mit Trichogyn (*t*) zeigt. Das Prokarp ist hier endständig, es geht hervor aus den drei Endzellen eines Zweiges, von denen die obere (*i* Fig. 50 *A*) und die untere keinen Antheil an der Fruchtbildung nehmen, sondern stationär bleiben. Die mittlere Zelle zerfällt durch Längswände in fünf Zellen, eine centrale und fünf peripherische. Von diesen fünf Zellen liefert eine peripherische eine Zellreihe (*f* Fig. 50 *A*), die an ihrem Gipfel das Trichogyn *t* trägt und deshalb Trichophor-Apparat heißt, zwei der seitlichen peripherischen Zellen sind die karpogenen (*g* Fig. 50 *A*); da die beiden karpogenen Zellen einander opponirt sind, so ist in der Seitenansicht nur eine zu sehen, während die vierte peripherische Zelle und die centrale an der Fruchtentwicklung weiter keinen Antheil nehmen, sondern stationär bleiben. Nach der Befruchtung entwickeln sich die beiden karpogenen Zellen weiter, sie theilen sich zunächst und schwellen zu fast kugeligen Köpfchen an, auf deren Oberfläche zahlreiche, dichtgedrängte Sporen entstehen (Fig. 50 *B*), deren Herkunft aus zwei getrennten carpogenen

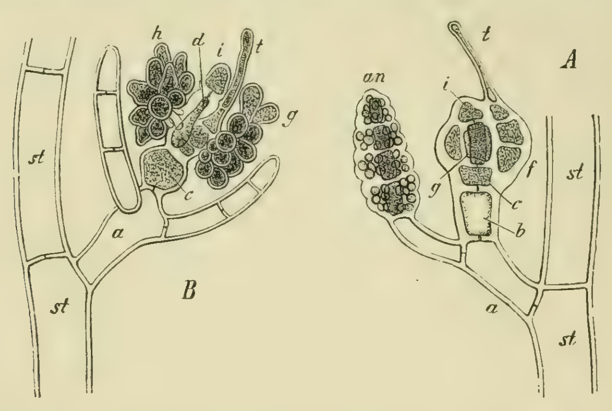


Fig. 50. Spermothamnium hermaphroditum. *A* ein Ast mit dem Prokarp (*t*, *f*, *g*, *i*) und einem Antheridium *an*. — *B* nach der Befruchtung, das sich entwickelnde Cystokarp (nach Naegeli).

Zellen nach Janczewski beim reifen Sporenhaufen nicht mehr erkennbar ist. Bei andern Spermothamniumarten (Sp. flabellatum) sprossen aus der Zelle *c* Zweige hervor, welche die Sporenfrucht (das Cystokarp) einhüllen.

Bei andern Florideen sind die Hüllzweige der Frucht mit einander zu einer mehr oder minder geschlossenen Hülle (Perikarp) vereinigt, so z. B. bei Lejolisia. Hier ist (Fig. 51) die centrale Zelle des Prokarps die karpogene, während die äußeren Zellen desselben zu gegliederten Fäden auswachsend eine geschlossene Hülle erzeugen, die sich später am Scheitel öffnet und an deren Außenseite das Trichogyn und Trichophor noch zu sehen sind (Fig. 51 *tg*). Bei den Rhodomeleen tritt die Fruchthülle (das »Perikarp«) schon in ihrer ersten Anlage in Form eines Ringwalles auf. Eine analoge Umhüllung der geschlechtlich erzeugten Spore haben wir unter den Chlorophyceen bei der Gattung Coleochaete kennen gelernt, während die Oospore von Chara eine solche Hülle schon vor der Befruchtung hat, eine Differenz auf die kein großer Werth zu legen ist, wenn man analoge Fälle bei andern Pflanzen in Betracht zieht. So haben z. B. die Archegonien von Marchantia eine Hülle, die vor der Befruchtung zwar der Anlage nach vorhanden ist, allein nur in Folge derselben sich weiter entwickelt, während die Archegonien von Jungermannia, einem andern Lebermoos, schon vor der Befruchtung und ganz unabhängig

von derselben eine Hülle besitzen, die hier aber eine ganze Gruppe von Archegonien umschließt, und ähnliche Fälle ließen sich auch von Phanerogamen anführen.

Verwickelter sind die Befruchtungsorgane bei andern Florideen. So bei den Corallineen [1]. Es zeichnet sich diese Gruppe, der auch die oben erwähnten Melobesien angehören, dadurch aus, dass den Membranen der vegetativen Zellen kohlensaurer Kalk in größerer Menge eingelagert ist. Während der Thallus der Melobesien aus kriechenden ein- oder mehrschichtigen Scheiben besteht, besitzen die Arten der Gattung Corallina einen verzweigten, cylindrischen Thallus, an dessen Spitzen keine Scheitelzelle, sondern Gruppen gleichartiger Initialen sich befinden. Die Tetrasporen sowohl als die Geschlechtsorgane stehen hier in besonderen, urnenförmigen (durch Vertiefung eines Sprossscheitels entstandenen) Behältern (Conceptaculum), die Tetrasporen auf andern Exemplaren als die Geschlechtsorgane. — In den Fruchtbehältern gehen die Prokarpien aus den den Boden des Conceptaculums einnehmenden Zellen hervor. Die Entwicklung schreitet von der Mitte zum Rande fort. Während aber die in der Mitte stehenden Trichogyne unter kolbiger Anschwellung ihrer Spitze etc. sich zur Kopulation vorbereiten, fallen die Trichogyne am Rande der von den Prokarpien gebildeten Scheibe viel spärlicher und kürzer aus; es wurden an den randständigen Prokarpien von Solms keine Trichogyne in empfängnissfähigem Zustand gefunden. Und doch geht die Erzeugung von Sporen gerade von den randständigen Prokarpien aus. Während bei der Mehrzahl der Florideen aus jedem Prokarp eine Sporenfrucht (Cystokarp) hervorgeht, entsteht bei Corallina in jedem Conceptaculum nur eine einzige Frucht, die nichtsdestoweniger aus der Weiterentwicklung der sämmtlichen Prokarpien sich bildet. Nach der Befruchtung

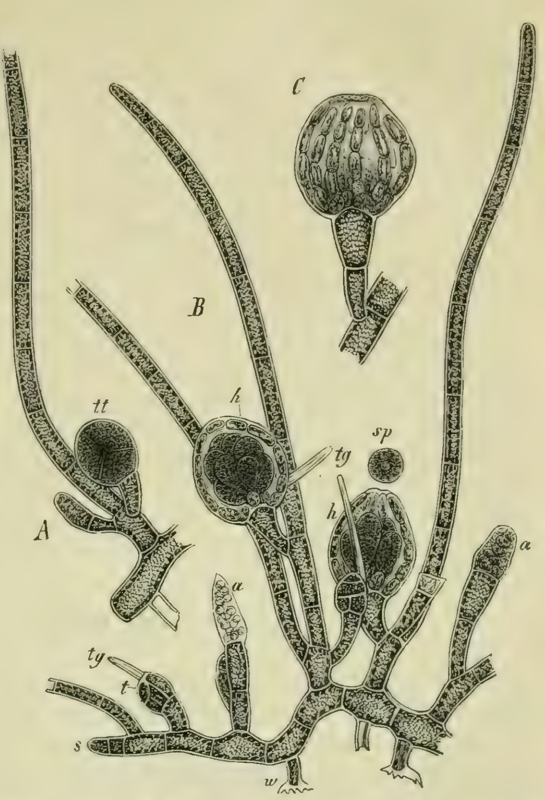


Fig. 51. Lejolisia mediterranea (nach Bornet ann. des sciences nat. 1859, etwa 150mal vergr.); *A* kleines Stück eines kriechenden Fadens mit einem Wurzelhaar und einem aufrechten Ast, dessen unteres Glied einen Zweig mit Tetragonidien *tt* trägt. — *B* eine geschlechtliche (monöcische) Pflanze; *w* Wurzelhaare des kriechenden Stammes, dessen Scheitelzelle bei *s* liegt, dessen aufrechte Äste die Geschlechtsorgane tragen; *a a* Antheridien, in denen die axile Zellreihe leider nicht angedeutet ist; *tg* Trichogyne neben dem Scheitel *t* des Fruchtastes, *h* die Hülle des Cystokarps; bei *sp* eine aus dem Cystokarp ausgetretene Spore. — *C* ein schon entleertes Cystokarp, dessen Hülle aus Zellreihen besteht.

---

1) Graf H. zu Solms-Laubach, Corallina. (Aus Fauna und Flora des Golfes von Neapel und der angrenzenden Meeresabschnitte, herausgeg. von der Zoolg. Station in Neapel. IV. Monographie. Leipzig 1881.)

der centralen, mit vollkommenen Trichogynen versehenen Prokarpien verschmelzen nämlich sämmtliche karpogene Zellen der Prokarpien unter Resorption der trennenden Membranstücke mit einander. Die so entstandene »karpogene Fusionszelle« giebt an ihrem ganzen Rande (also aus den verschmolzenen karpogenen Zellen der randständigen Prokarpien) den Sporen den Ursprung: bei Cor. mediterranea in der Weise, dass aus der wellig gebuchteten Randkante keulenförmige Zellen in großer Anzahl hervorsprossen, die sich durch eine Wand gegen die Fusionszelle abgrenzen und unter Quertheilungen die Sporen erzeugen. Während also die mittleren Prokarpien die Fähigkeit zur Sporenerzeugung verloren, diejenige der Empfängniss dagegen behalten haben, ist es bei den randständigen gerade umgekehrt: aus ihren karpogenen Zellen gehen die Sporen hervor, während ihre Trichogyne funktionsunfähig geworden sind.

Noch weiter geht die Arbeitstheilung bei Formen wie Dudresnaya[1]). Hier haben bestimmte Prokarpien ihren Empfängnissapparat, das Trichogyn, vollständig verloren, und ihre karpogenen Zellen werden befruchtet von andern Prokarpien her, die mit einem Empfängnissapparat versehen sind, deren karpogene Zellen aber keine Sporen erzeugen. Das Trichogyn dieser Prokarpien ist die haarförmig zugespitzte Endzelle einer der Zellreihen aus denen der Thallus besteht. Nachdem das Trichogyn mit den Spermatien (resp. einem derselben) kopulirt hat, wachsen aus den Tragzellen des Trichogyns lange, mehrzellige Schläuche aus. Diese vermitteln die Befruchtung der karpogenen Zellen der trichogynlosen Prokarpien. Sie legen sich an dieselben an, die trennenden Membranenstücke werden an der Berührungsstelle resorbirt, und es tritt von dem Inhalt des Befruchtungsschlauches ein Theil in die karpogene Zelle über. Aus der letzteren geht dann ein Cystokarp hervor. Ein ähnlicher Befruchtungsmodus findet sich bei Polyïdes rotundus, den Squamarieen u. a.

V. Die Pilze[2]).

Die Pilze unterscheiden sich von den Algen zunächst durch den Chlorophyllmangel ihrer Vegetationsorgane, die in Folge dessen zu ihrer Ernährung auf von andern Pflanzen oder von Thieren gebildete organische Substanz angewiesen sind. Wie indes schon bei der Besprechung der Thallophyten im Allgemeinen hervorgehoben wurde, ist dieses physiologische Merkmal nicht der Grund, aus dem die Pilze hier von den Algen gesondert betrachtet werden, vielmehr beruht dies darauf, dass die Pilze — mit Ausschluss der oben schon besprochenen Myxomyceten und Schizomyceten — ihrem Entwicklungsgange nach, also in ihren morphologischen Eigenthümlichkeiten, sich als eine zusammenhängende Gruppe darstellen[3]). Die Pilze zeichnen sich aus durch eine sehr charakteristische Struktur der

---

1) Im Text ist nur das Wesentliche des hier stattfindenden Befruchtungsvorganges geschildert. Im Einzelnen ist derselbe noch etwas complicirter. Vgl. Bornet et Thuret a. a. O.

2) De Bary, Morphologie und Physiologie der Pilze, Flechten und Myxomyceten, Leipzig, 1866. — Einzeluntersuchungen s. bei den einzelnen Abtheilungen.

3) Die Kenntniss des Entwicklungsganges der Pilze verdankt man namentlich den Arbeiten Tulasne's, de Bary's und seiner Schüler; vgl. auch die weiter unten zu citirende Literatur.

Formelemente ihres Thallus. Die keimende Spore wächst aus zu einem zweigbildenden Schlauche mit Spitzenwachsthum, der entweder wie bei den Siphoneen ungegliedert, nicht durch Querwände abgetheilt ist, oder aus Zellreihen besteht. Diese fadenförmigen Pilzelemente heißen Hyphen. Es ist übrigens eine häufige Erscheinung, dass bei solchen Pilzen, deren Hyphen anfangs einzellige, ungegliederte Schläuche sind, wenn es zur Bildung von Fortpflanzungsorganen kommt, regellos gestellte Querwände auftreten. Wie bei den Siphoneen so besitzen auch bei den Pilzen die querwandlosen Hyphen zahlreiche Zellkerne, die übrigens auch in den Zellen gegliederter Hyphen in Mehrzahl auftreten können. Bei den einfachsten Pilzen, den Chytridien, finden sich Formen, deren Vegetationskörper noch nicht die charakteristische Hyphenstruktur besitzt, sondern die Form einer kugeligen oder ovalen, bald zum Zoosporangium werdenden Zelle hat. Die höheren Formen desselben Verwandtschaftskreises (Rhizidium, Cladochytrium etc.) dagegen bilden bereits Hyphen oder hyphenähnliche Elemente aus. Auch bei andern Pilzen kommen Abweichungen von der Fadenform der Hyphen vor. So bei den Hefepilzen, die aus ovalen Zellen bestehen, die zu verzweigten Reihen locker verbunden sind und sich durch Sprossung vermehren (Fig. 71): eine Zelle treibt meist an einem ihrer Enden eine kleine Ausstülpung, diese vergrößert sich bis zum Umfang der Mutterzelle, trennt sich von derselben durch Bildung einer Scheidewand an der sehr engen Verbindungsstelle ab und isolirt sich schließlich von der Mutterzelle. Diese Sprossbildung kommt unter bestimmten Umständen auch Pilzen zu, die sonst sehr deutliche Hyphen haben (z. B. Mucor, Empusa Muscae). Man hat nach dem Habitus der Vegetationsorgane die Pilze auch eingetheilt in Spaltpilze (Schizomyceten vgl. oben p. 23), Sprosspilze (Hefepilze) und Schimmelpilze, d. h. solche mit Hyphenwachsthum; als generelles Eintheilungsprincip können diese Bezeichnungen bei einer den ganzen Entwicklungsgang der Pilze ins Auge fassenden Darstellung nicht dienen.

Die Pilze sind, wie erwähnt, Bewohner todter organischer Körper (Saprophyten) oder Parasiten. Es kann aber ein und derselbe Pilz sowohl saprophytisch als parasitisch leben; Pythium de Baryanum[1]) z. B. ist ein auf dicotylen Keimpflanzen sehr häufiger und für das befallene Pflänzchen tödtlicher Schmarotzer, kann aber eben so gut in todten Pflanzen- oder Thiertheilen vegetiren. Es ist gelungen eine ganze Anzahl von Pilzen, die in der Natur als Parasiten leben, auf geeigneten Nährlösungen, die natürlich organische Substanzen enthalten müssen, zu kultiviren, z. B. Agaricus melleus, der in Kiefern etc. parasitisch lebt, und andererseits können unter gewöhnlichen Verhältnissen als Saprophyten lebende Pilze unter bestimmten Umständen auch lebende Pflanzentheile befallen. So haben die

1) De Bary, Zur Kenntniss der Peronosporeen, Bot. Zeit. 1881, p. 521 ff.

Keimschläuche von Mucor, Penicillicum, Botrytis etc. welche die unverletzte Schale von Früchten (Äpfeln und Birnen) nicht zu durchbohren vermögen, die Fähigkeit parasitisch das gesunde Gewebe dieser Früchte zu durchwuchern und zur Fäulniss zu bringen, wenn die Oberhaut dieser Früchte verletzt ist[1]). Andere Pilze dagegen sind streng entweder an saprophytische oder parasitische Lebensweise gebunden. Pythium vexans z. B. lebt als Saprophyt in todten Kartoffelknollen, ist aber nicht im Stande, in das Gewebe lebender Kartoffelpflanzen einzudringen[2]). — Die Art und Weise, wie die parasitischen Pilze in ihre Nährstoffpflanzen oder Thiere eindringen, ist eine verschiedene: sie durchbohren entweder die Oberhaut derselben, oder dringen durch die Spaltöffnungen ein. Manche Pilze dringen nur in die Keimpflanze ein und durchwuchern dann die ganze heranwachsende Pflanze (z. B. Ustilago), andere und zwar die meisten sind an ein bestimmtes Altersstadium ihres Wirthes nicht gebunden. Eine eigenthümliche Art des Zusammenlebens mit andern, chlorophyllhaltigen, also Kohlenstoff assimilirenden Organismen, die nicht als ein Schmarotzen bezeichnet werden kann, zeigen diejenigen Pilze, welche mit bestimmten von ihnen umsponnenen Algen zusammen die »Flechten« bilden, eine große scharf charakterisirte Thallophytenklasse. Es wird dieses Zusammenleben von Pilzen und Algen, (von de Bary) als Symbiose bezeichnet, indes soll dieser eigenthümliche Vorgang unten näher erörtert werden. Die weitaus überwiegende Mehrzahl der »Flechtenpilze« gehört zu der Abtheilung des Ascomyceten, neuerdings ist jedoch nachgewiesen worden, dass bei der Flechtengattung Cora ein Basidiomycet als Flechtenpilz auftritt.

Wie bei den Algen finden sich bei den Pilzen geschlechtlich und ungeschlechtlich erzeugte Fortpflanzungszellen, allein eine ganze Anzahl von Pilzen besitzt nur ungeschlechtlich erzeugte Fortpflanzungszellen (Gonidien, Conidien) während bei andern eigenthümliche Rückbildungserscheinungen an den Sexualorganen auftreten, und bei einer Anzahl von Formen (z. B. den Uredineen) der eventuelle Sexualprozess noch nicht aufgeklärt ist. — Die Äste einer aus der Keimung einer Fortpflanzungszelle hervorgegangenen Hyphe zeigen gewöhnlich eine Arbeitstheilung derart, dass die einen ins Substrat eindringen und sich in demselben behufs Aufnahme der Nährstoffe verbreiten, während die andern auf Kosten der ersteren Reproduktionsorgane entwickeln. Die Hyphen, welche sich im Substrate als aufnehmende Organe verbreiten, werden als Pilz-Mycelium bezeichnet (sie entsprechen also ihrer Funktion nach z. B. den Wurzeln (Rhizoiden) von Chara). Sind am Mycelium besondere der Reproduktion dienende Hyphenzweige vorhanden, so werden diese als Fruchtträger bezeichnet. — Die Mycelien wie die Fruchtträger können nun entweder einfache Hyphen sein, wie bei den als Fadenpilzen bezeichneten Pilzformen, oder es vereinigen sich

1) Brefeld, Über die Fäulniss der Früchte, Bot. Ztg. 1870, p. 281. 2) de Bary, a. a. O.

eine Mehrzahl von Hyphen und Hyphenästen zu einem dichten Geflechte, sie bilden dichte Stränge, deren einzelne Elemente in mehr oder minder innige Vereinigung (in letzterem Falle durch Verwachsung der Membranen) treten. Aus verflochtenen Hyphen bestehen z. B. die stattlichen (ungeschlechtlichen) Fruchtträger der Hutpilze oder Schwämme, die man im gewöhnlichen Leben für den einzigen Theil des betreffenden Pilzes zu halten pflegt, da das dünne Mycelium im Substrate verborgen ist. Der oben erwähnte Agaricus melleus besitzt Mycelstränge, die durch Vereinigung vieler einzelner Hyphen zu Stande kommen, und ehe man die Zugehörigkeit derselben zu Agaricus melleus kannte, als besondere Pilzgattung, Rhizomorpha, benannt wurden. Minder auffallende Mycelstränge kommen vielen andern Pilzen zu. — Durch Verflechtung von Hyphen entstehen auch die eigenthümlichen, als Sklerotien bezeichneten Dauerzustände des Mycels vieler Pilze. Es sind dies kleine, knöllchenförmige Körper von verschiedener Gestalt, welche im Stande sind, längere Zeit im Dauerzustand zu verharren, namentlich Austrocknung zu ertragen, um dann bei günstigen Vegetationsbedingungen sich weiter zu entwickeln. Sie bestehen aus einer Rinde und einem innern, compakten Gewebe, dessen Membranen oft sehr dick und von knorpeliger Consistenz sind, so dass die Entstehung aus ursprünglich getrennten verflochtenen Hyphenästen im fertigen Zustand oft nicht mehr deutlich wahrnehmbar ist. — In anderer Weise ist eine Verbindung der Hyphen des Myceliums, namentlich bei Kultur in künstlicher Nährlösung, mehrfach beobachtet worden, indem Myceläste mit einander in offene Verbindung treten, indem an den Stellen, wo sie auf einander treffen, die trennenden Membranstücke resorbirt werden, ein Vorgang, der mit den Erscheinungen der geschlechtlichen Fortpflanzung, wie sie bei der Kopulation der Zygomyceten auftreten, natürlich nicht verwechselt werden darf.

Die ausgiebigste Vermehrung der Pilze ist die durch Gonidien. Diese sind entweder bewegungslose Zellen oder Zoogonidien (Schwärmsporen), letzteres bei Wasser bewohnenden Pilzen. Beiderlei Gonidienformen können innerhalb eines und desselben Verwandtschaftskreises neben einander vorkommen. So hat Pythium z. B. Zoogonidien, die übrigen Peronosporeen bewegungslose Gonidien. — Die letzteren entstehen entweder durch Abschnürung, oder durch Theilung des Inhalts der kugelig angeschwollenen Mutterzelle. — Bei weitem der häufigste Fall ist der erstere, als Beispiele für denselben sei die Gonidienbildung von Cystopus (Fig. 56 *B*), die der Basidiomyceten (Fig. 90) und der Uredineen (Fig. 85) genannt, welche verschiedene Fälle der Gonidienbildung durch Abschnürung repräsentiren. In allen diesen Fällen gliedert sich das Ende der Mutterzelle oder der Fortsätze und Ausstülpungen, welche diese treibt, als Tochterzelle ab, um sich zur Gonidie zu entwickeln und zuletzt abzulösen. Bei Cystopus wiederholt sich dieser Vorgang, nachdem eine Gonidie gebildet worden ist, unterhalb derselben, es bilden sich so Gonidienketten aus dem Gipfel der Mutter-

zelle, welche (im weitesten Sinne) als Basidie bezeichnet wird. Ebenso entstehen die Aecidiosporen der Uredineen (Fig. 85), die Gonidien von Penicillium, Erysiphe (Fig. 65) u. a. Die Gonidien der Basidiomyceten entstehen auf keulig angeschwollenen Endzellen von Hyphenzweigen (die als Basidien im engern Sinne bezeichnet werden). Diese Zellen treiben enge, spitzige Fortsätze, die Sterigmen (Fig. 90 *B*), deren Ende kugelig anschwillt, sich vergrößert und dann als Gonidie abgliedert. Nachdem dies geschehen ist, geht die Basidie zu Grunde, eine wiederholte Sporenabschnürung findet hier nicht statt. — Die Gonidien der Uredineen (d. h. die Uredo- und Teleutosporen) entstehen, indem sich der obere Theil einer cylindrisch-keulenförmigen Mutterzelle durch eine Querwand abgrenzt (Fig. 85, *II* u. *III*), sich aber von der als Stiel fungirenden Mutterzelle nicht spontan loslöst. Die Gonidien von Mucor endlich entstehen als kleine Zellchen in Vielzahl innerhalb kugeliger, gestielter Sporangien (Fig. 54 *A*), und werden durch Auflösung der Sporangienwand frei. — Die Gonidien bildenden Zellen stehen entweder, wie im letzgenannten Falle, einzeln frei, oder sie stellen entweder allein oder mit sterilen Hyphen gemischt besondere Complexe dar, die als Hymenien bezeichnet werden, ein Name der ganz allgemein für eine Schicht Fortpflanzungszellen erzeugender Hyphen angewendet wird, seien diese nun Gonidien oder Sporen. Die Bildungsweise der letzteren soll, so weit sie etwas Eigenthümliches bietet, unten näher erörtert werden.

Systematische Eintheilung der Pilze[1]).

Es findet sich unter den Pilzen zunächst eine Anzahl von Formen, deren Entwicklungsgang sich dem von Chlorophyceen, wie Vaucheria, Oedogonium etc., anschließt: aus der keimenden Spore (Zygo- oder Oospore) wird ein Thallus, der aus freien, nicht mit einander verflochtenen Hyphen besteht und seine Entwicklung bei vollständiger Ausbildung mit der Bildung von Zygo- oder Oosporen abschließt, vorher aber meistens ungeschlechtliche Brutzellen (Gonidien, Zoosporen) bildet. Aus der keimenden Spore entwickelt sich entweder ein neuer Thallus direkt oder zuerst Gonidien (resp. Zoosporen), ein Verhältniss, das zuweilen nach äußeren Umständen variiren kann. Diese Pilze, d. h. die Zygomyceten, Peronosporeen und Saprolognieen, werden wegen ihrer nahen Beziehung zu den Algen, denen sie als chlorophyllfreie Formen ungezwungen eingereiht werden könnten (s. d. IV. Aufl. d. Lehrb.), als Phycomyceten bezeichnet. Ihr Thallus besteht wie bei den Siphoneen aus ungegliederten Schläuchen, in denen aber gelegentlich auch Querwände auftreten. Ihr Befruchtungsprozess ist entweder ein isogamer, oder ein oogamer. Die Gameten sind (mit Ausnahme der Spermatozoiden der von Cornu beschriebenen Monoblepharis) nicht frei beweglich (vgl. p. 16 ff.). An diese Gruppe schließen sich, wie bereits in der Einleitung (p. 10) hervorgehoben wurde, unmittelbar die Ascomyceten an, deren Archikarpbildung in ihren einfachen Fällen die größte Ähnlichkeit mit den Sexualorganen der Peronosporeen zeigt. Der Unterschied besteht bei Podosphaera z. B. darin, dass der Inhalt der weiblichen Zelle (des Archikarps) sich nicht wie im Oogo-

---

1) Vgl. de Bary, Grundlagen eines natürlichen Systems der Pilze in Beitr. zur Morphol. u. Physiol. der Pilze von de Bary u. Woronin. IV. Reihe. p. 107.

nium der Peronosporeen zum Ei differenzirt, sondern dass die (eventuelle) Befruchtung empfangen wird von der noch sehr kleinen, undifferenzirten Archikarpzelle, die dann wächst und später den Ascus bildet, nachdem noch eine Stielzelle abgetrennt worden ist. Dass bei andern Ascomyceten der Vorgang sich complicirter gestaltet, wurde ebenfalls oben schon hervorgehoben. Auch Gonidienbildungen, welche denen der Peronosporeen entsprechen, finden sich bei den Ascomyceten, die einfacheren Fälle derselben, wie z. B. bei den Erysipheen, schließen sich unmittelbar z. B. an die von Cystopus an.

Denselben Entwicklungsgang wie die Ascomyceten besitzen auch die Uredineen. Die als »Aecidium« bezeichneten Fruchtkörper derselben entsprechen den Ascusfruchtkörpern der Ascomyceten, nur werden die Sporen nicht in Ascis, sondern durch Abschnürung gebildet. Außer diesen, wahrscheinlich sexuell erzeugten (die ersten Entwicklungsstadien sind unbekannt) Fruchtkörpern finden sich bei den typischen Uredineen noch eine Anzahl von Gonidienbildungen, die als Uredo-, Teleutosporen und Sporidien bezeichnet werden. —

Die Basidiomyceten endlich sind Pilze, denen ein der Ascus- und Aecidiumfrucht entsprechender Fruchtkörper fehlt, wenigstens kennt man einen solchen nicht, sie besitzen nur Gonidienfruchtträger, welche den Gonidien der Uredineen und Ascomyceten entsprechen. Auch unter den Uredineen giebt es Formen, in deren Entwicklungsgang die Aecidiumfrucht ausgefallen ist, die sich nur durch Gonidien fortpflanzen. Den erwähnten Pilzen schließen sich noch einige kleinere Abtheilungen an, auf deren Verwandtschaftsbeziehungen im Einzelnen wir nicht näher eingehen wollen, zumal dieselben noch vielfach zweifelhaft sind. Dazu gehören namentlich die einfachen Formen, mit denen die folgende Schilderung beginnt[1]. Dieselbe erfolgt in folgender Ordnung:

1) Chytridieen;
2) Ustilagineen;
3) Phycomyceten;
4) Ascomyceten;
5) Uredineen;
6) Basidiomyceten.

1) Die Chytridieen[2] sind die einfach organisirten Pilze. Es findet innerhalb dieser Gruppe ein Fortschritt von einzelligen, mycellosen Formen zu solchen, die ein Mycel besitzen, statt. Ihre Fortpflanzung geschieht durch Zoogonidien, die meist nur mit einer Cilie versehen sind. Außerdem finden sich bei vielen Dauerzellen, die sich bei der Keimung in Schwärmsporen erzeugende Sporangien verwandeln. Ein Sexualprozess ist nur in einem Falle (Polyphagus Euglenae) beschrieben, wo nach Nowakowski Zygosporenbildung stattfindet.

Chytridium besitzt kein Mycel, sondern besteht aus einzeln der Nährpflanze entweder aufsitzenden oder innerhalb derselben lebenden Zellen, die nach Erreichung ihrer definitiven Größe zu Zoosporangien werden. Die Schwärmsporen besitzen nur eine, bei der Bewegung vorausgehende, oder nachgeschleppte Cilie und zeigen eine eigenthümlich ruckweise hüpfende Bewegung. Sie leben sowohl auf lebenden als todten in Wasser befindlichen Organismen und sind häufige Schmarotzer an andern Pilzen und Algen. — Die Gattung Rhizidium hat als erste Andeutung eines Mycels feine verzweigte, wurzelartige Fortsätze an der schwärmsporenbildenden Zelle, von der das Mycel durch

1) Dieselbe berücksichtigt nur die wichtigeren, in ihrem Entwicklungsgang genauer bekannten Formen.

2) A. Braun, Über Chytridium, eine Gattung einzelliger Schmarotzergewächse. Abhandl. der Berl. Akademie 1856. — Nowakowski, Beitrag zur Kenntniss der Chytridiaceen. I, II in Cohn, Beiträge zur Biol. der Pflanzen. II. Bd.

eine Querwand abgetrennt ist. — Cladochytrium dagegen besitzt ein deutliches, feines, fadenförmiges Mycel, das von zoosporenbildenden Zellen ausgeht und an dem neue Zoosporangien entstehen. Die Cladochytrien schmarotzen auf phanerogamen Wasser- oder Sumpfpflanzen, z. B. Manyanthes.

An die Chytridieen schließt sich auch die Gattung Protomyces[1]) an. Das aus gegliederten Zellfäden bestehende Mycel von Protomyces makrosporus schmarotzt auf Stengeln und Blattstielen von Aegopodium Podagraria und andern Umbelliferen und veranlasst dort eigenthümliche Schwielen. Einzelne Zellen des Mycels schwellen zu derbhäutigen Dauersporen an, die im nächsten Frühjahr nach ihrer Entstehung keimen. Die innere Haut derselben tritt aus der äußeren hervor und bildet nun aus ihrem Inhalt eine Anzahl kleiner, cylindrisch-stabförmiger Körperchen, Sporen, die aber keine Cilien besitzen. Sie werden entleert und kopuliren nun paarweise, indem sie sich Hförmig vereinigen. Aus einem der beiden kopulirten Stäbchen wächst ein Keimschlauch aus, der in eine gesunde Aegopodiumpflanze eindringt, dort ein Mycel erzeugt, welches wieder Dauersporen hervorbringt. Gonidien sind keine vorhanden.

2) Die Ustilagineen[2]) sind Schmarotzer, die im Innern von Landpflanzen leben, theils ausschließlich in den Intercellularräumen derselben (Entyloma), theils indem sie die Wände der Parenchymzellen durchbohren. Die durch sie veranlassten pathologischen Erscheinungen werden seit lange als »Brand« bezeichnet, demgemäß führen die Ustilagineen auch die Benennung Brandpilze. Sie befallen die Nährpflanzen theils nur an beschränkten Stellen, wie Entyloma, die auf den Blättern von Ranunculusarten (namentlich R. repens) und Calendula kleine Pusteln erzeugt, theils dringen sie in die Keimpflanze ein und durchwuchern dann die gesammte heranwachsende Pflanze, um endlich an einzelnen Orten derselben ihre Dauersporen zu bilden. Dies geschieht bei Tilletia Caries z. B. nur im Innern des Fruchtknotens des Weizens (während das Mycel die ganze befallene Weizenpflanze durchzieht) bei Ustilago antherarum in den Antheren von Sileneen, bei Ustilago Carbo in den Inflorescenzen verschiedener Gräser. Die Dauersporen stellen meist ein schwarzes Pulver dar, das in einzelnen krankhaft angeschwollenen Theilen der Nährpflanze (z. B. sehr auffallend durch Ustilago Maidis auf Zea Mais) oft in sehr beträchtlicher Menge erzeugt wird. Die Keimungserscheinungen der Dauersporen sollen bei den einzelnen Gattungen beschrieben werden. Außer den Dauersporen besitzen einige Formen (Tuburcinia, einige Entylomaarten) auch Gonidien, die auf Gonidienträgern, welche über die Oberfläche der Nährpflanze hervortreten, abgeschnürt werden.

Die Entylomaformen treten als Schmarotzer auf Calendula officinalis, Ranunculus repens etc. auf, an den befallenen Stellen entstehen Flecken und Schwielen, welche das Vorhandensein des Schmarotzers kenntlich machen. Die dünnen, farblosen Hyphen desselben wachsen in den Intercellularräumen der Nährpflanze, sie besitzen wenige, zarte Querwände. Einzelne interkalar gelegene Zellen der Hyphen schwellen kugelig an und werden zu Dauersporen, diese Dauersporen erfüllen schließlich in dichten Massen den

---

1) de Bary, Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Pilze. 1. Reihe. Abhandl. der Senckenberg'schen Ges. zu Frankfurt a/M. V. Bd. 1864.

2) Die systematische Stellung der Ustilagineen ist auch nach den neuesten Arbeiten wenig aufgeklärt, immerhin aber erscheint der Anschluss derselben an die Chytridiaceen am natürlichsten. — Literatur: Tulasne, Mém. sur les Ustilaginées comparées aux Uredinées. Ann. d. sc. nat. 3 sér. t. VII und second mém. sur les Uréd. et les Ustilag. Ann. d. sc. nat. 4 sér. t. II. — de Bary, Unters. über die Brandpilze. Berlin 1853; ders. Protomyces mikrosporus. Bot. Ztg. 1874. p. 81. — Wolff, Beitrag zur Kenntniss der Ustilagineen. Bot. Ztg. 1873. — Woronin, Unters. über die Ustilagineen in de Bary und Woronin, Beitr. zur Morphol. u. Physiol. der Pilze. V. Reihe. 1882 (Abh. der Senckenb. Ges. zu Frankfurt a/M.).

Intercellularraum, sie besitzen eine in Schichten (Epispor und Endospor) differenzirte Membran. Die Keimung der Dauersporen von Entyloma, z. B. E. Calendulae, stimmt ganz mit der der folgenden Art überein. —

Die übrigen Ustilagineen unterscheiden sich in ihrer Vegetation dadurch von Entyloma, dass sie nicht wie diese nur kleine Theile der Nährpflanzen befallen, sondern dieselbe ganz durchwuchern, indem sie in die Keimpflanze eindringen, und ihr Mycel in der heranwachsenden Pflanze mitwächst. — Als Beispiele mögen die Gattungen Tilletia, Urocystis und Ustilago dienen. Fig. 52 zeigt die Sporenkeimung von Tilletia Caries. Die Spore hat einen kurzen, stumpfen Keimschlauch (*p*) von begrenztem Wachsthum, das sogenannte Promycelium, getrieben. An seinem Scheitel bildet sich ein Wirtel von dünnen zugespitzten Zweigen, den Sporidien. Ehe sich die Sporidien von dem Promycelium ablösen, kopuliren sie paarweise mit einander durch eine Ausstülpung (Fig. 52 *b*). Die paarweise verbundenen Sporidien keimen, indem sie einen Keimschlauch treiben, der in die Nährpflanze eindringt (*x* Fig. 52), oder an seinem Ende keulenförmig anschwillt und eine Secundärsporidie (*s'* Fig. 52) abschnürt, die dann erst einen in die Nährpflanze eindringenden Keimschlauch bildet. Tilletia Caries verursacht die als Schmierbrand (Steinbrand, Stinkbrand, Kornbrand) bekannte Krankheit des Weizens. Die Keimschläuche dringen in junge Weizenpflanzen ein und wachsen mit denselben in die Höhe. Zunächst ist das Mycelium sehr unscheinbar, es besteht aus dünnen, feinen Fäden, gelangt es oben in die Inflorescenzen, so verzweigt es sich reichlich, dringt in Blüthen ein und verdrängt hier Alles bis auf die Fruchtknotenwand. Hier werden dann ausschließlich auch die Dauersporen erzeugt, sie werden an den Enden von Myceästen einzeln gebildet und besitzen ein bei T. Caries mit netzförmigen Verdickungen versehenes, bei T. laevis glattes Exospor. — Urocystis ist ausgezeichnet durch das eigenthümliche Verhalten der Sporen. Diese entstehen an den Mycelfäden als Anschwellungen bestimmter Äste einzeln oder gruppenweise verbunden; frühe wachsen nun einzelne Myceläste um die Sporengruppe (oder die einzelne Spore) herum und bilden um die derb- und braunhäutige Spore eine Hülle. Urocystis occulta schmarotzt auf Blättern und Stengeln des Roggens (Roggenstengelbrand). Das Mycel vegetirt anfangs in den Intercellularräumen, durchbohrt dann aber auch die Zellwände. Die Keimung erfolgt ähnlich wie bei den beiden oben erwähnten Formen, die Hförmige Vereinigung der Sporidien findet sich hier aber nur sehr selten. Andere Keimungserscheinungen dagegen zeigt die Gattung Ustilago. Ustilago receptaculorum (Fig. 53) entwickelt bei der Keimung ein durch Querwände gegliedertes Promycelium. Die Sporidien treten an den einzelnen Gliedern desselben auf und vereinigen sich ebenfalls paarweise. Das Promycelium von Ustilago longissima (Fig. 53 *A*) ist ein dünner, cylindrischer Schlauch, der auf seiner Spitze eine spindelförmig-cylindrische Sporidie abschnürt. Die Sporen von Ustilago Carbo dagegen (Fig. 53 *C*) treiben einen kurzen, cylindrischen Schlauch, der Sporidien theils auf den Enden kleiner Seitenzweiglein theils dadurch bildet, dass er der Quere nach in cylindrische Glieder zerfällt. — Bei der Sporenbildung findet eine ungemein reiche Verzweigung



Fig. 52. Tilletia Caries, Keimung der Dauersporen nach Tulasne. *p* Promycelium, *s* Sporidie, (bei *a* Beginn der Sporidienbildung) *s'* secundäre Gonidie, *x* zarter von einer primären Sporidie getriebener Keimschlauch. (Vgr. 460.)

der Mycelien in der Nährpflanze statt. In den Mycelzweigen findet eine Abtrennung durch Querwände in zahlreiche Glieder statt, deren jedes später sich abtrennend zur Spore wird. Die Sporen werden in colossalen Massen gebildet, der Pflanzentheil, in welchem dies geschieht, wird häufig sehr deformirt (am auffallendsten bei den von Ustilago Maidis

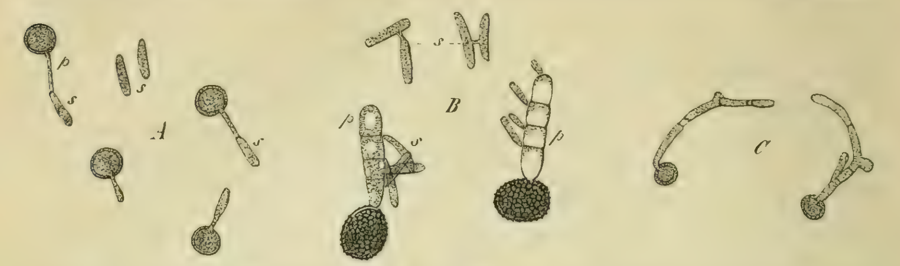


Fig. 53. Keimung von Ustilago-Dauersporen nach DE BARY. *A* Ustil. longissima Tull. (vergr. gegen 700). *B* Ustil. receptaculorum, vergr. 390; *C* Ustilago Carbo. *p* Promycelium, *s* Sporidien.

befallenen Maispflanzen), meist blasig aufgetrieben, und das ganze innere Gewebe durch schwarzes Sporenpulver verdrängt. — Ustil. Carbo erzeugt den Russ-(Flug-)brand verschiedener Gräser, z. B. des Hafers, der Gerste etc. —

Die Entwicklung einer interessanten Form, der auf Trientalis europaea schmarotzenden Tuburcinia Trientalis ist neuerdings von WORONIN beschrieben worden. Das Mycelium wuchert auch hier intracellulär, es besitzt aber Saugfortsätze, Haustorien, welche in die einzelnen Zellen eindringen und sich hier traubenförmig verzweigen. Außer den Dauersporen besitzt Tuburcinia eine ausgiebige Vermehrung durch Gonidien. Diese Gonidienfruktifaktion erscheint als schimmelartiger Überzug auf der Unterseite der Blätter im Frühjahr. Die Mycelfäden rücken alle nach der untern Blattseite hin und treiben hier senkrecht zur Blattfläche Zweige, die durch die Spaltöffnungen oder zwischen einzelnen Epidermiszellen über die Blattfläche hervortreten. Diese Zweige werden entweder direkt zu Gonidienträgern oder kriechen zuerst auf der Blattfläche umher und bilden dann zu Gonidienträgern werdende Zweige. Jeder Gonidienträger schnürt auf seiner Spitze eine birnförmige Gonidie ab, welche abfällt, worauf sich derselbe Vorgang mehrmals wiederholen kann, bis das Protoplasma des Gonidienträgers erschöpft ist. Die Gonidien bilden im Wasser Keimschläuche, die entweder secundäre Gonidien abschnüren oder direkt in ein Trientalisblatt eindringen. Höchstens drei Wochen nach Aussaat der Gonidien auf ein gesundes Trientalisblatt erscheinen dann auf dem Blatte schwarze Flecke, welche das Vorhandensein von Dauersporen anzeigen. Diese Dauersporen sind in Mehrzahl zu einem rundlichen von einer strukturlosen (wahrscheinlich aus gequollenen und zusammengedrückten Hyphen entstandenen) Hülle umgebenen Knäuel vereinigt. Jede einzelne Dauerspore keimt im Herbst auf ähnliche Weise wie die Dauersporen von Entyloma und Tilletia. — Die vom Promycelium erzeugten Sporidien kopuliren paarweise und eine der beiden kopulirten Sporidien bildet eine secundäre Sporidie (die auch direkt an einer unkopulirten Sporidie auftreten kann). Diese bildet einen Keimschlauch, der in gesunde, junge, schon in der Winterruhe befindliche Trientalispflanzen eindringt. Das hier entstandene Mycelium wächst dann im nächsten Jahre in den sich entfaltenden Sprossen empor, und bildet auf den Blättern derselben die erwähnten Gonidien. — Während das aus den Dauersporen hervorgegangene Mycelium also die ganze Pflanze durchwuchert, ist das aus den Gonidien hervorgegangene Mycelium nur auf bestimmte Stellen des Blattes beschränkt. — Von den übrigen Formen mag hier nur Thecaphora hyalina erwähnt werden. Die zu Knäueln vereinigten Dauersporen bilden bei ihrer Keimung ein Promycelium, das durch Querwände gegliedert ist. Die einzelnen Zellen des Promyceliums bilden aber nicht, wie bei Ustilago, Sporidien (Gonidien), sondern wachsen zu Keimfäden

aus. Diese Keimfäden vereinigen sich, wo sie sich treffen, paarweise, worauf einer der kopulirten Fäden einen neuen Keimschlauch treibt.

3) Phycomyceten.

Unter dieser Bezeichnung werden (von de Bary) die nahe verwandten Gruppen der Mucorineen, Peronosporeen und Saprolegnieen zusammengefasst. Sie besitzen ein reich verzweigtes, aus gewöhnlich scheidewandlosen Hyphen bestehendes Mycel. Die geschlechtliche Fortpflanzung erfolgt theils isogam (Mucorineen), theils oogam (Peronosporeen). Bei den Saprolegnieen ist, wie unten näher zu schildern sein wird, Zeugungsverlust, Apogamie, eingetreten. Die ungeschlechtliche Fortpflanzung geschieht je nach den Lebensverhältnissen durch Gonidien oder durch Zoosporen. — An die Mucorineen schließen sich wahrscheinlich die Entomophthoreen an.

a) Die Mucorineen. Das Mycelium besteht aus einem vielfältig verzweigten Schlauch (Fig. 54 *Bm*), in welchem erst, wenn er vollständig ausgewachsen ist und bei der Vorbereitung zur ungeschlechtlichen und geschlechtlichen Fortpflanzung, Querwände entstehen. Dem Protoplasma sind, wie bei den Siphoneen, zahlreiche kleine Zellkerne eingebettet (Schmitz, Über die Zellkerne der Thallophyten. Abhandl. der niederrhein Gesellschaft). Die Verzweigungen eines solchen Myceliums gehen sämmtlich von einem Keimschlauch aus, der aus einer Brutzelle entstanden ist, und können im Laufe weniger Tage einen Flächenraum von mehreren Quadratcentimetern überspinnen. Auf organischen Substraten z. B. auf und in Früchten, auf Brot, Leim oder selbst auf zuckerhaltigen Flüssigkeiten oder Mist wachsend, nehmen die Myceliumzweige die Nährstoffe auf, ja manche Arten

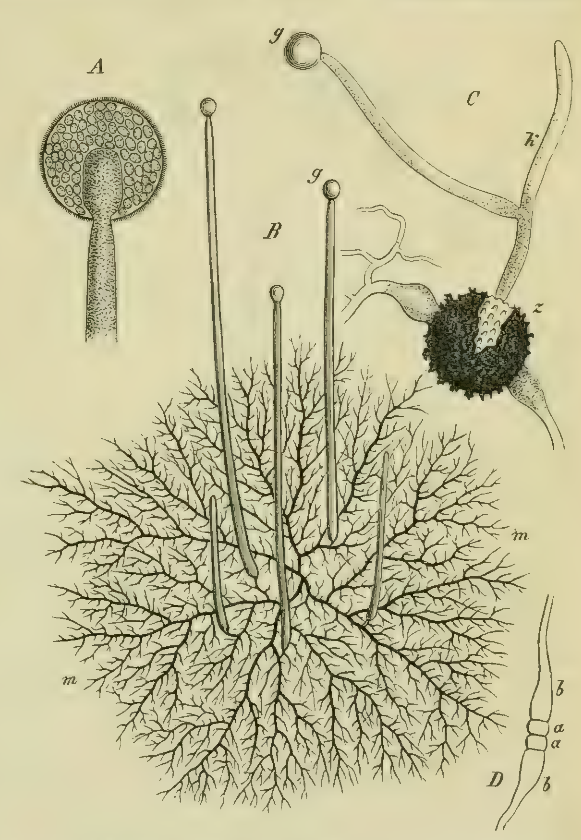


Fig. 54. *B* Mycelium (3 Tage alt) von Phycomyces nitens in einem Tropfen Gelatine mit Pflaumendecoct gewachsen, die feinsten Verzweigungen sind weggelassen; *g* die Gonidienträger, *A* ein Gonidienträger von Mucor Mucedo im optischen Längsschnitt. — *C* eine keimende Zygospore von Mucor Mucedo *z*, der Keimschlauch *k* treibt hier einen seitlichen Gonidienträger *g*, freie kopulirende Zweige *b b*, deren noch nicht verschmolzene Enden *a a* bereits durch Querwände abgegrenzt sind; aus den verschmolzenen Zellen *aa* entsteht die Zygospore. *A*, *C*, *D* nach Brefeld, *B* nach der Natur.

1) de Bary, Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Pilze I. Abhandl. der Senkenberg'schen naturf. Gesellsch. in Frankfurt (Syzygites); Brefeld, Unters. über die Schimmelpilze, Heft II. und IV., (daselbst weitere Literatur).

derselben wachsen auf anderen ihrer Verwandten als Schmarotzer, denen sie durch besondere Saugorgane (Haustorien) ihren Zellinhalt entziehen (Fig. 55 *h*).

Ungeschlechtliche Regeneration und Vermehrung dieser Mycelien kann durch eine unbegrenzte Zahl von Generationen hindurch stattfinden, bevor es unter günstigen Bedingungen endlich zur Bildung von Conjugationsorganen, d. h. zu geschlechtlicher Fortpflanzung, kommt. Die ungeschlechtlichen Brutkörner entstehen auf zweierlei Weise: bei der Familie der Mucorineen wachsen aus dem Mycelium senkrecht in die Luft aufsteigend dicke Zweige empor, welche eine Höhe von vielen Centimetern erreichen können und zuletzt am freien Ende kugelig aufschwellen (Fig. 54 *Bg*). Im Inhalt dieser Kugel entstehen zahlreiche rundliche Brutkörner, welche nach dem Zerreißen der Kugelwand frei werden, und durch ihre sofort eintretende Keimung wieder Mycelien erzeugen. Bei den zwei anderen Familien, den Chaetocladieen und Piptocephalideen, entstehen die Brutkörner ebenfalls an aufrechten Trägern, die sich aber oben vielfach verzweigen und an den Zweigenden durch Abschnürung zahlreiche Brutköner (Stilogonidien oder Gonidien) bilden, die ganz wie im vorigen Fall unmittelbar neue Mycelien erzeugen. — Außer diesen normalen ungeschlechtlichen Fortpflanzungsorganen bildet das Mycelium nicht selten sogenannte Gemmen, indem seine Zweigschläuche durch Querwände in kurze Glieder zerfallen, sich abrunden und im Stande sind, unter günstigen Verhältnissen neue Mycelien zu erzeugen. Auf diese Weise erklärt sich die Bildung der sogenannten Mucorhefe (von Mucor racemosus, auch Mortierella besitzt solche gemmenartige Bildungen), die der ächten Hefe um so ähnlicher sieht, als die Gemmen in ungeeigneter Ernährungsflüssigkeit sich durch hefeähnliche Sprossung vermehren können.



Fig. 55. Piptocephalis Freseniana nach Brefeld. — *M* ein Stück des Myceliums von Mucor Mucedo, von welchem das Mycelium *mm* der Piptocephalis sich nährt; bei *h* die in den Mucorfaden eingedrungenen Haustorien. — *c* ein Gonidienträger, *ss* die beiden conjugirenden Mycelzweige, welche die Zygospore *Z* bilden.

Unter besonderen Umständen wird das Mycelium befähigt, den morphologischen Abschluss seiner Entwicklung in der Bildung von Geschlechtsorganen zu erreichen; alsdann entstehen an benachbarten, über einander hinkriechenden Ästen des Myceliums dickere, keulenförmig anschwellende Zweige, deren Scheiteltheile einander berühren und durch Auflösung der Haut an der Berührungsstelle verschmelzen (Fig. 54 und 55 Z), nachdem sich rechts und links von dieser Kopulationsstelle in jedem der Schläuche eine Querwand gebildet hat; in dem so abgegrenzten Kopulationsraum sammelt sich das Protoplasma, und durch sehr beträchtliches Wachsthum des ganzen abgegrenzten Raumes

(Fig. 54 *C*) oder nur seines mittleren Theiles (Fig. 55 Z) entsteht eine verhältnissmäßig sehr große Zygospore, deren dicke, äußere, meist dunkelgefärbte Schale Buckeln oder stachlige Auswüchse bekommt. Die Zygospore keimt erst nach längerer Ruhe und erzeugt dann je nach den Ernährungsverhältnissen entweder ein Mycelium (wenn man die Spore im Momente der Keimung in Nährlösung bringt) oder sofort einen Gonidienträger, dessen Gonidien dann neue Mycelien erzeugen. In beiden Fällen sprengt die innere Haut die äußere und tritt in Form eines Schlauches hervor.

Eine besonders interessante Form der Fruchtbildung hat Brefeld[1]) neuerdings bei Mortierella aufgefunden. Dieselbe besitzt sehr große, an ihrer Basis von Mycelgewebe umhüllte Gonidienträger, an denen Tausende von Gonidien wie bei Mucor entstehen. Zur Bildung einer Zygospore neigen sich zwei keulig angeschwollene Fadenenden zangenartig zusammen. Es folgt die Abgrenzung der beiden nicht ganz gleich großen Sexualzellen, die darauf zur Zygospore verschmelzen. Zugleich hiermit beginnen die Träger der Zygospore an ihrem Fuße hyphenartig auszuwachsen, und die am unteren Ende der Träger entspringenden Hyphen umschlingen mit anderen benachbarten Myceliästen die junge Zygospore. In dem Maße, als die junge Zygospore wächst, wachsen auch die sie umwölbenden Hyphen. Die Zygospore erreicht beträchtliche Dimensionen und drückt das sie umgebende Hyphengeflecht zusammen. Indem sich dasselbe gleichzeitig durch Verzweigung der Hyphen verdichtet, umschließt es als gewebeartige, membranöse Kapsel die Zygospore, während der äußere Theil der Hülle ein lockeres Hyphengeflecht darstellt. Ist die Zygospore ausgebildet, so ist auch das Wachsthum der Hülle beendigt. Die reife Zygospore besitzt nur eine Cellulose-Haut kein Exo- und Endosporium, die Hyphen der Hülle, welche zur Kapselbildung zusammengeschlossen sind, nehmen eine dunklere Farbe an und ihre Membranen cuticularisiren. — Die Keimung der Zygosporen ist nicht bekannt. Die Fruchtbildung erinnert außerordentlich an die oben beschriebene von Coleochaete, wo die befruchtete Eizelle, die Oospore, ebenfalls nach der Befruchtung durch aus der Trägerzelle hervorsprossende Schläuche umrindet wird.

Die Zygomyceten lassen sich, soweit sie bis jetzt bekannt sind, in drei Unterfamilien einreihen, wobei als unterscheidendes Merkmal die Art und Weise der Gonidienbildung benutzt wird.

1) Die Mucorineen incl. Mortierella, Choanephora etc. Die Gonidien entstehen bei der Gattung Mucor im Innern von kugeligen Sporangien auf langen Trägern; durch Zerbersten resp. Zerfließen der gebrechlichen Kapselwand werden die Gonidien frei, während diese bei Pilobolus fest ist, bei der Reife aber sich an der Basis abtrennt und sammt den Sporen weit weggeschleudert wird. Mucor Mucedo ist einer der gemeinsten Schimmelpilze, auf Früchten, Brod, Mist, selbst im Innern von alten Nüssen und Äpfeln anzutreffen, in welche das Mycelium eindringt. Mucor stolonifer überzieht in kurzer Zeit große Strecken der genannten Substrate, indem das Mycelium stolonenähnliche sehr lange Zweige treibt, die sich am Ende festwurzeln und Gonidienträger mit schwarzen Köpfchen bilden. Das Mycelium kann sogar durch die Kalkschale von frischen Hühnereiern eindringen und im Luftraum derselben Gonidienkapseln bilden. Phycomyces nitens ist ausgezeichnet durch seine 10 selbst 15 Centimeter hohen Gonidienträger von violetter Farbe. Die Gattung Thamnidium bildet am Ende ihrer hohen Fruchtträger je eine gewöhnliche Gonidienkapsel, weiter unten dagegen Quirle von kleinen Zweigen mit ganz kleinen Kapseln, die nur wenige Gonidien enthalten. — Die Gattung Pilobolus erscheint fast jedesmal, wenn man frischen Pferdemist mit einer Glasglocke bedeckt.

2) Die Chaetocladieen. Die Gattung Chaetocladium lebt parasitisch auf Mucor. Wenn die Keimschläuche der Chaetocladiumgonidien mit einem Mucorschlauch zu-

---

1) Botan. Ver. der Prov. Brandenb., Sitz. vom 26. April 1876, Bot. Zeit. 1876, p. 587, Schimmelpilze IV. Heft.

sammentreffen, treten sie mit demselben in offene Verbindung und entwickeln an der Verbindungsstelle einen Knäuel von Ästen, die theils zu andern Mucorschläuchen hinüberwachsen, theils Fortpflanzungsorgane bilden. Die Gonidien werden hier wie bei der folgenden Abtheilung nicht im Innern eines Sporangiums (Gonidangiums) sondern durch Abschnürung gebildet. Die Gonidienträger sind quirlig verzweigt, einzelne der Seitenäste schwellen blasig an, und bilden auf ihrer Oberfläche dünne Ausstülpungen (die Sterigmen) die auf ihrer Spitze je eine Gonidie abschnüren. Die Bildung der Zygosporen stimmt mit der von Mucor überein.

3) Die Piptocephalideen. Sie zeichnen sich besonders dadurch aus, dass die junge Zygospore an einem bestimmt orientirten und lokalisirten freilich früh erlöschenden Vegetationspunkte fortwächst und später einen einfachen Theilungsprozess erfährt (BREFELD). Die Verschmelzungsstelle der beiden kopulirten Zellen wölbt sich nämlich nach außen, die Wölbung geht in schnell zunehmenden Dimensionen in die Kugelgestalt über, und die feste Masse des Protoplasmas wandert in dieselbe. Die Schenkeltheile der Zygospore (vgl. Fig. 55 *s*) werden nun durch eine Scheidewand von der Ausbuchtung abgeschlossen, welche die Dauerspore des Pilzes (Z Fig. 55) darstellt. Piptocephalis schmarotzt auf Mucor, wie Fig. 55 näher darstellt.

An die Zygomyceten schließt sich die kleine Gruppe der Entomophthoreen[1]) an, Pilze, die lebende Thiere als Schmarotzer befallen und meist nach kurzer Zeit tödten. Sie bestehen aus den beiden Gattungen Empusa und Entomophthora; von letzteren sind Dauersporen bekannt, die (nach NOWAKOWSKI) durch Kopulation entstehen (s. u.).

1) Empusa. Am besten bekannt ist die Empusa Muscae, die im Herbst auf Stubenfliegen sehr häufig eine Epidemie verursacht. Die Fliegen werden durch den in ihrem Fettkörper hefeartig sprossenden und sich sehr stark vermehrenden Pilz getödtet. Dann treiben die einzelnen Zellen des Pilzes Schläuche, die die Haut des Fliegenleibes durchbohrend ins Freie treten und auf ihrer Spitze je eine Gonidie abschnüren. Diese Gonidie wird abgeschleudert und kann, wenn sie auf die Unterseite eines Fliegenhinterleibes gelangt, die Haut desselben durchbohren und die befallene Fliege inficiren. Gewöhnlich geschieht dies aber, indem die abgeschleuderten und mit einer klebrigen Substanz (die aus dem Plasmainhalt des geplatzten Gonidienträgers stammt) versehenen Gonidien zuerst in der Nähe des Ortes, an welchem sich die inficirte Fliege festgesetzt hat, haften und dann secundäre, ebenfalls abgeschleuderte Gonidien bilden. In der Nähe der todten Fliegen bilden die abgeschleuderten Gonidien dann einen weißen Anflug. — Dauersporen sind bei Empusa nicht bekannt, dagegen bei der folgenden Gattung.

2) Entomophthora befällt verschiedene Insekten und Larven von solchen, am genauesten bekannt ist die in manchen Jahren auf Raupen des Kohlweißlings eine Epidemie verursachende Entom. radicans. Die Gonidien treiben auch hier Keimschläuche, welche die Haut der Raupe durchbrechen, allein die Weiterentwicklung im Fettkörper derselben ist eine andere, als bei Empusa. Der Keimschlauch schwillt nicht wie dort zu einer kugeligen, später dann hefeartig sprossenden Zelle an, sondern bildet sich zu einem reich verzweigten, durch Querwände gegliederten Mycel aus, welches nach einigen (gewöhnlich fünf) Tagen den Fettkörper der Raupe ganz durchwuchert und aufzehrt, so dass die straff gespannte Haut der Raupe schließlich nichts mehr enthält als ein dichtes Hyphengeflecht und die Tracheen und den Darm des Thieres. Diese Pilzmumie wird dann zuerst durch auf der Unterseite derselben hervorbrechende Hyphenbüschel an die Unterlage befestigt, dann durchbrechen zahlreiche Myceläste die Oberfläche, verzweigen

---

1) BREFELD, Untersuchungen über die Entwicklung der Empusa Muscae und E. radicans, Abh. der naturf. Gesellsch. zu Hall, XII. Bd. (Dort ältere Literatur); derselbe, Unters. über die Schimmelpilze, IV. Heft, p. 97 (Entomophthora radicans). — NOWAKOSKI, die Kopulation bei einigen Entomophthoreen, Bot. Zeit. 1877, p. 217.

sich und bilden an dem Ende jedes Zweiges eine Gonidie, die in ähnlicher Weise abgeschleudert wird und ein gesundes Thier inficiren kann, wie bei Empusa. Nach einer Reihe von ungeschlechtlichen Generationen treten Dauersporen auf, deren Dasein in den getödteten Raupen schon dadurch kenntlich ist, dass dieselben nicht prall sondern schlaff sind. Nach NOWAKOWSKI entstehen dieselben durch Kopulation; zwei Zellen treiben (wie bei den Conjugaten) Kopulationsfortsätze gegen einander, die sich vereinigen. Auf einem der Kopulationsfortsätze oder an einer andern Stelle des kopulirten Zellenpaares tritt dann eine Ausstülpung hervor, in die das Plasma einwandert, die kugelig gewordene Ausstülpung (Zygospore)[1]) wird durch eine Querwand abgegrenzt und gestaltet sich zur Dauerspore, deren Keimung unbekannnt ist. Sie besitzt eine sehr dicke, in Exo- und Endosporium differenzirte Membran.

b) Die Peronosporeen[2]). Die Peronosporeen (welche nach DE BARY's neuen Untersuchungen die Gattungen Pythium, Phytophthora, Peronospora, Sclerospora und Cystopus umfassen), sind meist im Innern lebender Pflanzen lebende Schmarotzer. Die Gattung Pythium enthält jedoch Arten, die sowohl parasitisch als auch saprophytisch leben können, so befällt z. B. Pythium de Baryanum häufig Sämlinge dicotyler Pflanzen, die es zu Grunde richtet, es kann aber ebensogut in todten Pflanzen- oder Thiertheilen vegetiren; Pythium vexans lebt als Saprophyt in Kartoffelknollen, ist aber nicht im Stande, in das Gewebe lebender Kartoffelpflanzen einzudringen. Peronospora und Cystopus bewohnen das saftige parenchymatische Gewebe lebender Phanerogamen (Dicotylen), in dessen Intercellularräumen das vielfach und unregelmäßig verzweigte Mycelium sich auf weite Strecken hin ausbreitet, indem es an zahlreichen Stellen Saugfortsätze (Haustorien) in das Innere der Parenchymzellen der Nährpflanzen hineintreibt, durch welche es den Inhalt derselben als Nahrung in sich aufnimmt. Der Vegetationskörper (das Mycelium) besteht anfangs aus einem einzigen, nicht durch Querwände gegliederten Schlauch, in dessen Plasma zahlreiche Zellkerne sich nachweisen lassen. Späterhin, namentlich zur Zeit, wo die Fortpflanzungsorgane sich bilden, treten in demselben unregelmäßig gestellte Querwände auf. In der Regel findet die Vermehrung am Anfang der Vegetationsperiode ausschließlich auf ungeschlechtlichem Wege durch Gonidien- oder Schwärmsporenbildung statt, letzteres bei Pythium. Zuletzt werden dann bei genügender Ernährung auf geschlechtlichem Wege Oosporen gebildet, die bei manchen Pythiumarten auch gleich zu Anfang der Vegetationsperiode auftreten. Bei der Schwärmsporenbildung von Pythium tritt der gesammte protoplasmatische Inhalt aus dem meist kugeligen Sporangium hervor und theilt sich nun erst in zahlreiche Schwärmsporen. Bei Pythium de Baryanum finden sich außer diesen Zoosporangien auch ganz ähnlich gestaltete Dauergonidien, in denen aber die Bildung von Zoosporen unterbleibt. Sie persistiren, wenn der vegetative Theil des Pilzes abstirbt, und treiben bei ihrer Weiterentwicklung dann Keimschläuche; Zoosporangien und Gonidien sind hier also, wie auch der Vergleich mit den andern Formen zeigt, gleichwerthige Bildungen, die sich je nach den Lebensverhältnissen verschieden verhalten. Pythium, welches theils in Wasserpflanzen (Algen etc.),

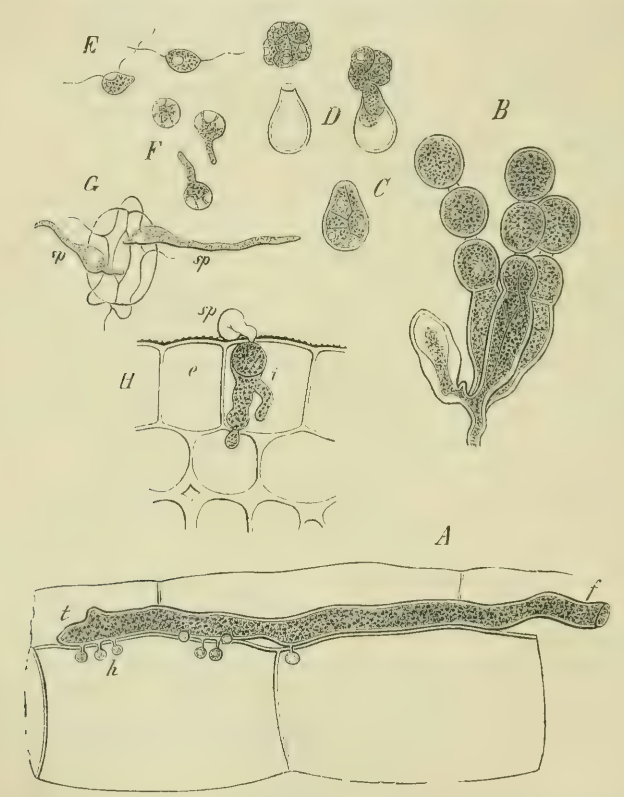
---

1) BREFELD (Schimmelpilze IV. Heft) betrachtet den Vorgang der Dauersporenbildung nicht als einen mit der Zygosporenbildung der Mucorineen etc. übereinstimmenden sondern als einen ungeschlechtlichen, da Dauersporen auch an solchen Fäden sich bilden, die keine Verschmelzung mit andern erfahren haben, und Mycelverschmelzungen auch an rein vegetativen Mycelästen vieler Pilze vorkommen.

2) DE BARY, Ann. des sciens. nat. 4e série. t. XX; derselbe, Untersuchungen über die Peronosporeen und Saprolegnieen und die Grundlagen eines natürlichen Systems der Pilze, in DE BARY und WORONIN, Beiträge zur Morphol. und Physiol. der Pilze. IV. Reihe (Abdr. a. d. Abh. der SENKENB. naturf. Ges. Bd. II). Frankfurt 1881. — Ders., Zur Kenntniss der Peronosporeen. Bot. Ztg. 1881.

theils in feucht gehaltenen Landpflanzen (Keimlingen etc.) lebt, entlässt den Inhalt seiner Gonidien (Zoosporangien), so lange die letzteren noch an dem Schlauche sitzen, der sie erzeugt; bei Peronospora, Cystopus etc. werden die Gonidien dagegen an den Enden von Zweigen abgegliedert und zeigen erst später Keimungserscheinungen.

Bei der artenreichen Gattung Peronospora treten zum Zweck der Gonidienbildung lange dünne Myceliumzweige durch die Spaltöffnungen der Nährpflanze in die freie Luft hinaus, verzweigen sich dort baumförmig und bilden am Ende jedes Zweiges ein verhältnissmäßig großes, länglich rundes Gonidium; bei der Gattung Cystopus dagegen entstehen unter der Epidermis der Nährpflanze an dem schmarotzenden Mycelium dicht neben einander sehr zahlreiche, keulenförmige, kurze Zweige (Fig. 56 *B*), deren jeder an seinem Ende nach und nach eine Reihe von runden Gonidien (eine Gonidienkette) erzeugt, bis endlich durch Anhäufung derselben die Epidermis platzt und die Gonidien als



Pig. 56. *A—G* Cystopus candidus *H* Phytophthora infestans nach DE BARY (400). *A* Myceliumzweig an der Spitze *t* fortwachsend mit Haustorien *h* zwischen den Markzellen von Lepidium sativum; *B* Gonidien tragender Zweig des Mycelium; *C*, *E* Zoogonidienbildung aus Gonidien; *F* keimende Schwärmer; *G* solche auf einer Spaltöffnung; *H* durch die Epidermis eines Kartoffelstengels sich einbohrend.

weißer Staub hervortreten. Bezüglich der Keimungsart verhalten sich die Gonidien verschieden: bei Peronospora ist eine Gruppe von Arten, z. B. P. infestans, nivea, wo sämmtliche Gonidien, nachdem sie abgefallen und in einen Tropfen Wasser (Thau, Regen) gekommen sind, ihren Inhalt in eine größere Zahl von schwärmenden Zoogonidien zerlegen und entlassen (Fig. 56 *C*, *D*); andere wie pygmaea, entlassen aus der Gonidienhaut ihr ganzes Protoplasma, welches eine rundliche Zelle bildet, die nun sofort einen Keim-

schlauch treibt. Bei einer dritten und vierten Sektion dieser Gattung treibt das Gonidium sofort einen Keimschlauch, der entweder an einer bestimmten Stelle (P. gangliformis) oder an beliebiger Stelle austritt (parasitica, calotheca, Alsinearum u. v. a.). Bei der Gattung Cystopus sind entweder sämmtliche Gonidien gleichartig, d. h. sie erzeugen sämmtlich, in einen Tropfen Wasser gelangt, schwärmende Zoogonidien (C. candidus), oder aber das oberste Gonidium jeder Gonidienkette bildet einen Keimschlauch, wenn sie überhaupt keimfähig ist, während die übrigen Glieder der Gonidienkette auch hier Zoogonidien erzeugen (C. Portulacae).

Nach beendigtem Schwärmen legen sich die Zoogonidien auf der Cuticula der Nährpflanze fest, umgeben sich mit dünner Haut, und diejenigen von Phytophthora infestans treiben nun einen feinen Keimschlauch direkt in eine Epidermiszelle hinein, deren

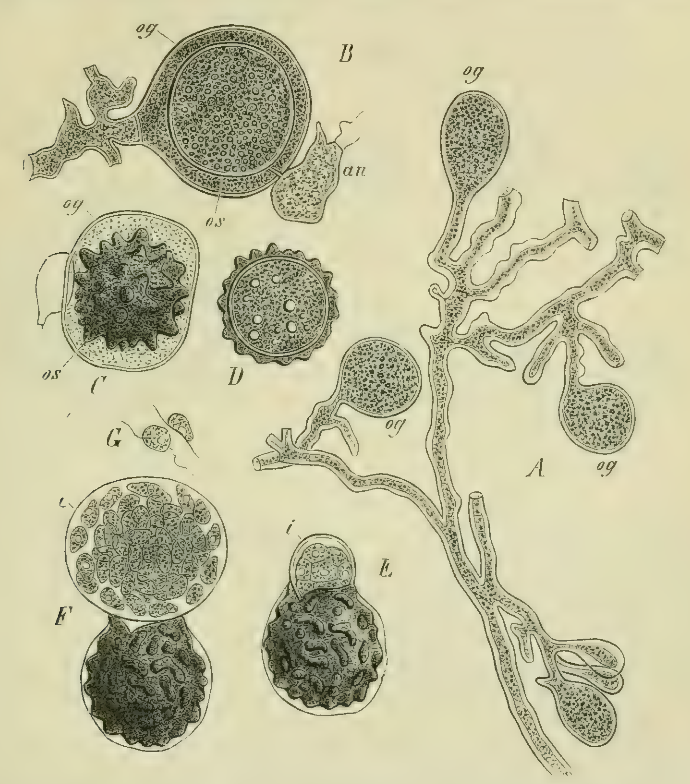


Fig. 57. Cystopus candidus nach De Bary (405); *A* Mycelium mit jungen Oogonien; *B* Oogonium *og* mit Oosphaere *os* und Antheridium *an*; *C* reifes Oogonium, *D* reife Oospore; *E*, *F*, *G* Schwärmsporenzellenbildung aus Oosporen; *i* Endospor.

Außenwand durchbohrt wird; der in die Zelle eingedrungene Keimschlauch (Fig. 56 *H*) nimmt das ganze Protoplasma des Zoogonidiums auf und gelangt, nachdem er auch die Innenwand der Epidermiszelle durchbohrt hat, in einen Intercellularraum, wo nun die Entwicklung des Myceliums beginnt. Die Zoogonidien von Cystopus dagegen legen sich in der Nähe der Spaltöffnungen ihrer Nährpflanze fest und treiben ihren Keimschlauch durch den Porus derselben (Fig. 56 *G*) direkt in die Intercellularräume hinein. — Ist das Mycelium einmal im Parenchym des Wirthes constituirt, so wächst es in diesem fort, verbreitet sich endlich oft durch die ganze Pflanze, um an verschiedenen Stellen des Stengels, der Blätter oder Inflorescenzen die Gonidien tragenden Zweige hervorzustrecken;

auf diese Weise kann das Mycelium auch überwintern, bei Phytophthora infestans z. B. innerhalb der Kartoffelknollen, um im nächsten Frühjahr in den Keimtrieben sich weiter zu entwickeln. — Die Sexualorgane von Peronospora, Phytophthora, Cystopus etc. entwickeln sich im Innern der Nährpflanze, bei saprophytisch lebenden Pythiumarten auch außerhalb derselben. Eine Stelle eines Myceliumzweiges, meist das Ende eines solchen, aber nicht selten auch eine interkalar gelegene, schwillt kugelig an, indem Protoplasma in dieselbe hineinwandert. Das so gebildete Oogonium grenzt sich dann durch eine (bei endständigen Oogonien) oder zwei (bei interkalaren) Querwände gegen den übrigen Theil des Schlauches ab (vgl. *og* Fig. 57). Nach Anlegung des Oogoniums beginnt dann in seiner Nähe die Antheridienbildung, am häufigsten in der Form, dass an dem Tragfaden des Oogoniums (oder an einem demselben benachbarten Myceliumzweige) eine seitliche Ausbuchtung, wie eine Zweiganlage, auftritt, die sich gegen das Oogonium zukrümmt. Das dem Oogonium angepresste Stück dieses Zweiges grenzt sich durch eine Querwand ab, und stellt das Antheridium dar (*an* Fig. 57). Die Vorgänge

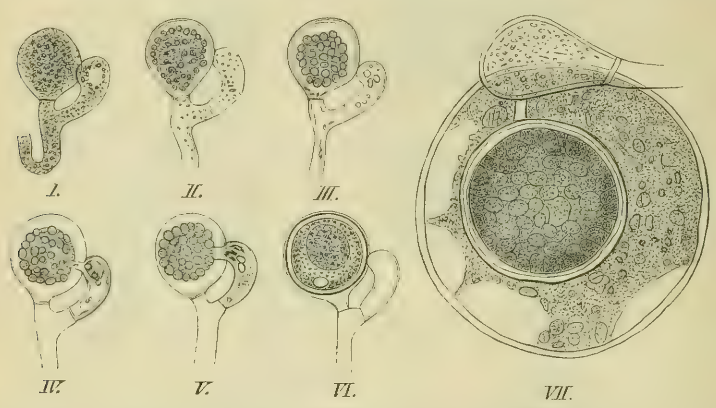


Fig. 58. Oosporenbildung und Befruchtungsvorgänge der Pronosporeen (nach de Bary) *I.—VI.* Pythium gracile, successive Zustände eines Oogoniums: *I.* Oogonium erwachsen, rechts von demselben ist ein Antheridienzweig angelegt aber noch nicht abgegrenzt. *II.* Antheridium durch eine Querwand abgegrenzt. *III.* Im Ooogonium hat sich die Eiballung vollzogen, zwischen Ei und Oogoniumwand eine dünne Periplasmazone. *IV.* Das Antheridium hat den Befruchtungsschlauch getrieben, am Ei ist ein heller Empfängnissfleck sichtbar. *V.* Übertritt des Gonoplasmas aus dem Antheridium in das Ei. *VI.* Reife Oospore, mit einer derben Membran umgeben, sie füllt den Raum des Oogoniums fast ganz aus. (Vergr. der Fig. ca. 800mal). *VII.* Peronospora arborescens (Vergr. 600mal), ein Oogonium mit anliegendem Antheridium das einen Befruchtungsschlauch getrieben hat. Das Ei ist bereits mit derber Membran umgeben (also befruchtet), außerhalb desselben ist eine relativ breite Periplasmazone; das Periplasma zieht sich zur Bildung des Exospors um die Oospore zusammen.

der Eibildung und Befruchtung sind durch de Bary's Untersuchungen neuerdings bekannt geworden. Der Innenraum des Oogoniums ist anfangs überall gleichmäßig erfüllt von dichtem, feinkörnigem Protoplasma. Allein nicht der gesammte Inhalt des Oogoniums wird zur Eibildung verwendet, wie dies bei den Saprolegnieen (s. u.) der Fall ist. Die dunkle Körnermasse des Oogoniuminhaltes tritt von der Peripherie zurück und zieht sich zu einer Kugel zusammen (*os* Fig. 57), deren Oberfläche von der Membran des Oogoniums durch einem breiten Zwischenraum absteht. Diese Kugel ist das Ei, dessen Körnermasse begrenzt ist von einer hyalinen, weichen Schicht. Der nicht zur Eibildung verwendete Theil heißt Periplasma[1]), er bleibt als blasse, ungleichmäßig feinkörnige trübe Ausfüllung des Zwischenraums zwischen Eioberfläche und Oogonium zurück (Fig. 58 *II*, *VI*, *VIII*). In den weiteren Vorgängen finden sich Differenzen zwischen den einzelnen

1) Das Periplasma entspricht z. B. dem nicht für die Eibildung verwendeten, aus dem Oogonium ausgestoßenen Plasmatheil bei Vaucheria.

Gattungen der Gruppe, wir betrachten zunächst Pythium, speciell P. de Baryanum (Fig. 58 *I—VI*). Mit der Bildung des Eies beginnen auch im Antheridium Veränderungen, welche die Befruchtung vorbereiten. Mitten aus der Ansatzfläche desselben wächst eine stumpfe, cylindrische oder conische Ausstülpung, der Befruchtungsschlauch, durch die Oogonienwand hindurch gerade auf das Ei zu, dem er sich, so bald er es erreicht hat, mit seinem Ende fest aufpresst. Der Befruchtungsschlauch enthält zunächst nur homogenes Protoplasma. Wenn aber die Hautschicht auf dem Ei scharf hervortritt, ist plötzlich eine Sonderung in dem Protoplasma des Antheridiums sichtbar. Eine dünne Schicht, das Periplasma, bleibt wandständig[1]), die größere Masse, das Gonoplasma, tritt in Form eines unregelmäßigen dicken Stranges in den Mittelraum. Es beginnt nun sofort durch den Befruchtungsschlauch in das Ei zu wandern, so lange bis alles Gonoplasma in dasselbe eingetreten ist. Die Bewegung des Übertritts ist langsam, sie dauert 1—2 Stunden. Mit Beginn der Einwanderung tritt die grobe Körnermasse des Eies rings um die Ansatzstelle des Befruchtungsschlauches zurück, einen schmalen hyalinen Fleck, den Empfängnissfleck, freilassend. In die Substanz desselben treten die Theilchen des Gonoplasmas eines nach dem andern ein, um dann gegen die dunkle Körnermasse zu rücken und in dieser zn verschwinden. Es findet hier also die Befruchtung durch Vereinigung (Kopulation) zweier Plasmamassen statt. Nach der Befruchtung zeigt sich das Ei von einer Cellulosemembran umschlossen, das Periplasma des Oogoniums schrumpft zu einem lockern Sacke zusammen, auch die Oogonienwand bleibt bis zur Keimung der Oospore erhalten. — Es kommt auch vor, dass mehrere Antheridien ihr Gonoplasma in ein Ei ergießen, so bei P. proliferum.

Bei Phytophthora omnivora, einem zahlreiche Phanerogamen befallenden Parasiten, ist eine Sonderung des Antheridieninhaltes in Gonoplasma (das bei Pythium allein zur Befruchtung verwendet wird) und Periplasma nicht zu erkennen, es geht hier nur ein sehr kleiner der Form nach vorher nicht als gesondert erkennbarer Theil des Antheridieninhaltes als Gonoplasma in die Eikugel über, der Übertritt ist aber direkt wahrnehmbar. Ganz ähnlich verhält sich Peronospora, wo aber jedenfalls nur minimale Mengen des Antheridieninhaltes in das Ei übergehen, ein Akt der indes direkt nicht wahrnehmbar ist. Bei der nahe verwandten Gruppe der Saprolegnieen wird, wie weiter unten dargelegt werden soll, überhaupt eine Befruchtung nicht mehr ausgeführt, obwohl auch hier vielfach die Geschlechtsorgane in ganz ähnlicher Form vorhanden sind, wie bei den Peronosporeen. — Die Cellulosemembran der reifen Oospore sondert sich in eine dickere äußere Lage, das Episporium, und eine dünnere innere, das Endosporium, der Inhalt der Oospore besteht aus einer centralen, sehr fettreichen Partie, die von körnigem Plasma umgeben ist, das an einer Stelle einen kleinen, körnerfreien Fleck zeigt. — Bei Peronospora und Cystopus erhält die Oospore nun noch eine weitere Umhüllung, die aus dem Periplasma hervorgeht, es führt diese Hülle die Bezeichnung Exosporium. Sie erhärtet zu einer festen, der Oospore anliegenden, tief gelbbraunen Haut mit unregelmäßiger grobkörniger Oberfläche. — Die Oosporen treten nach ihrer Reife in einen Ruhezustand ein, der bei den einzelnen Arten verschieden lange ist; im normalen Verlauf überdauern sie den Winter und keimen dann im Frühjahr. — Der Keimungsprozess ist ein verschiedener. Die Oospore vergrößert sich und treibt, während das Epispor in Stückchen zersprengt wird, einen Keimschlauch, der kürzer als der Oosporendurch-

---

1) Auch dies Verhältniss findet sein Analogon bei den Antheridien von Vaucheria, wo bei Bildung der Spermatozoïden ein großer Theil des Protoplasmas unverbraucht ausgestoßen wird; vgl. ferner die Spermatozoïdentwicklung bei Chara und den Gefäßkryptogamen, wo zur Spermatozoïdbildung wesentlich nur die Kernsubstanz der Mutterzellen benutzt wird. Vielleicht besteht auch das Gonoplasma der Peronosporeen-Antheridien der Hauptsache nach aus Kernsubstanz.

messer bleiben kann oder den letzteren an Länge mehrfach übertrifft. Entweder wird nun dieser Keimschlauch zum Zoosporangium (Cystopus Fig. 57 *F*), oder er verzweigt sich und bildet mehrere Sporangien, oder aber er wächst, wenn er auf geeignetes Substrat gelangt ist, direkt zu einem Mycelium heran. Diese Keimungsarten können bei der Keimung einer und derselben Species auftreten, je nach der Nahrungszufuhr (vgl. oben bei Mucor); andere sind auf e i n e Keimungsart beschränkt.

c) Die Saprolegnieen[1]) (mit den Gattungen Saprolegnia, Achlya, Dictyuchus, Aphanomyces), denen bis in die neueste Zeit auch das zu den Peronosporeen gehörige Pythium zugezählt wurde, unterscheiden sich von den Peronosporeen sowohl durch ihren Wuchs als durch ihre Fortpflanzungserscheinungen. Während die Peronosporeen der Hauptsache nach endophytische Schmarotzer sind, setzt sich bei den Saprolegnieen die Spore dem Substrate außen an und treibt einerseits einen von diesem weg ins Freie wachsenden, andererseits einen in das Substrat eindringenden Keimschlauch. Der erstere wächst rasch in die Dicke und Länge und treibt zunächst nahe seiner Basis eine Anzahl von Zweigen (Fig 59), der andere, in das Substrat eingedrungene treibt reichliche dünne Verzweigungen, die im Substrate als Wurzelhaare oder Rhizoïden sich verbreiten. Rhizoïden entspringen auch von den außerhalb des Substrats befindlichen Zweigen, sie dringen dann in dasselbe ein (Fig. 59). Schließlich bedecken die Saprolegnieen meist in dichten, nach allen Seiten hin ausstrahlenden Rasen ins Wasser gefallene thierische oder pflanzliche Organismen, besonders häufig todte Insekten, aber auch Fische etc. Die einzelnen, strauchartig außerhalb des Substrates verzweigten und mit Rhizoïden in demselben befestigten Pflänzchen bestehen auch hier aus einem anfangs ungegliederten Schlauch, in dem später ordnungslos gestellte Querwände auftreten. — Der Lebensweise im Wasser entsprechend findet die ungeschlechtliche Fortpflanzung hier nicht durch Gonidien, sondern durch Schwärmsporen statt. Dieselben entstehen in Zweigen, nachdem der Inhalt sich durch eine Querwand abgegrenzt hat. Zuweilen entstehen mehrere solche Querwände, und

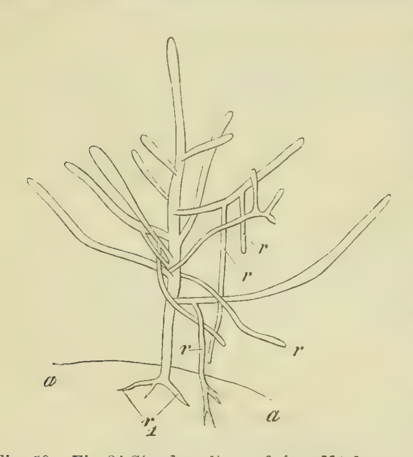


Fig. 59. Ein 24 Stunden altes auf einer Mückenlarve aus einer Zoospore erzogenes Pflänzchen von einer Achlya prolifera (nach DE BARY). Die Oberfläche der Larve ist durch die Linie *aa* angedeutet, in derselben sitzt das Pflänzchen mit den primären Rhizoïden r_1 fest. Der außerhalb des Substrates befindliche Theil des Keimschlauches hat sich baumförmig verzweigt, die Äste desselben senden secundäre Rhizoïden (*r*) in das Substrat hinab.

dann kann jede Gliederzelle Zoogonidien bilden; diese entstehen durch gleichzeitige Theilung des Inhalts in sehr zahlreiche Portionen, deren jede einen Zellkern enthält (Fig. 60 *A*); sodann öffnet sich die Zelle an der Spitze und die Gonidien werden ausgestoßen, um sofort im Wasser schwärmend sich zu zerstreuen, oder sie bilden vor der Öffnung zunächst einen ruhenden Haufen, es umgiebt sich jedes Gonidium mit einer feinen Haut, die sie jedoch nach kurzer Zeit verlassen, um auszuschwärmen (Fig. 60 *B*); es kommt auch vor, dass die Gonidien schon innerhalb der Mutterzelle durch feine Häute sich von einander abgrenzen, während dies sonst durch körnige, quellbare Plasmaplatten geschieht (Fig. 60),

---

1) DE BARY, Beiträge etc. IV. Reihe. Unters. über die Peronosporeen und Saprolegnieen. Abh. der SENCKENBERG'schen nat. Ges. Bd. XIII. p. 225—370. Frankfurt 1881 (auch separat). PRINGSHEIM, in dessen Jahrb. Bd. I, II, IX. Weitere Literatur bei DE BARY a. a. O. SCHMITZ, Über die Zellkerne der Thallophyten a. a. O.

und eine Art Parenchym bilden, um sodann aus zahlreichen Löchern der Mutterzelle schwärmend zu entweichen. Diese verschiedenen Arten der Gonidienbildung, nach denen man bisher Gattungen und Arten unterschied, können, wie Pringsheim zeigte, gleichzeitig an derselben Pflanze auftreten, so bei den Gattungen Saprolegnia und Achlya. Wenn die Gonidien aus der Endzelle eines Zweiges ausgeschwärmt sind, so wölbt sich bei Saprolegnia die Querwand vor und wächst zu einem neuen Gonidienbehälter heran, welcher den bereits entleerten ausfüllt; bei Achlya dagegen tritt unter der Querwand ein Seitenzweig als neues Zoosporangium auf. — Die Schwärmsporen erzeugen dann bei ihrer Keimung Pflanzen derselben Art; wenn ein Substrat, z. B. eine todte Fliege von ihnen

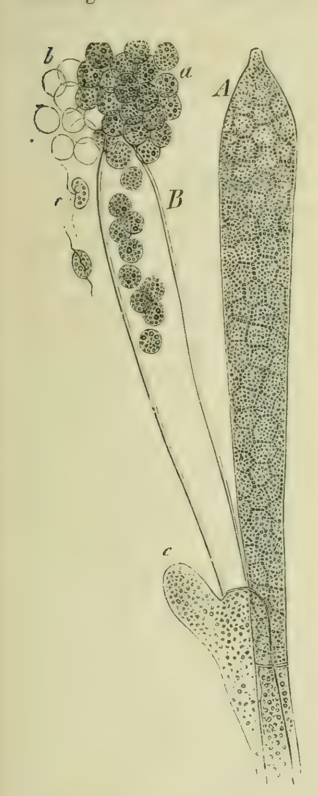


Fig. 60. Zwei Gonidienbehälter von Achlya; *A* noch geschlossen; *B* bei Austritt der Gonidien; *a* noch ruhende ausgestoßene, *c* schwärmende Gonidien, die ihre Häute bei *b* zurückgelassen haben.

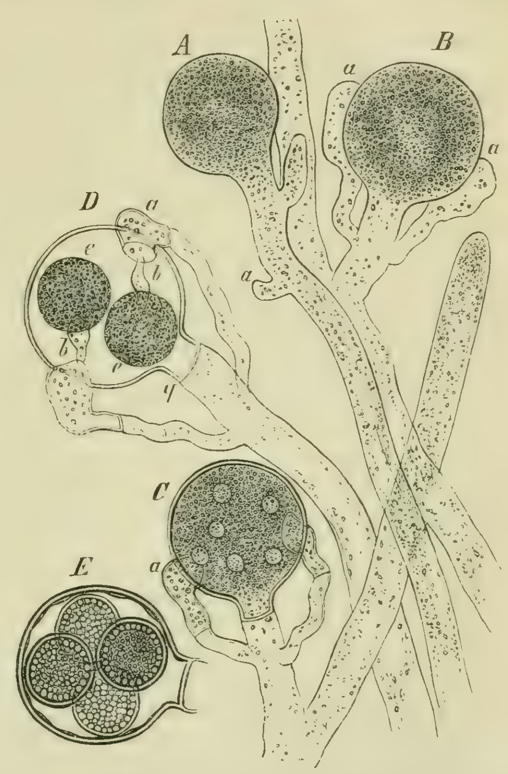


Fig. 61. Oogonien und Antheridien von Achlya lignicola (auf Holz in Wasser wachsend); Entwicklungsfolge nach den Buchstaben *A—E*. — *a* das Antheridium, *b* dessen in das Oogonium eindringender Schlauch (550). Vergl. den Text.

befallen worden ist, so treten zunächst nur ungeschlechtliche Fortpflanzungsorgane, Zoosporangien, auf. Erst gegen Ende der Vegetationsperiode entstehen dann Sexualorgane, und zwar bei regelmäßiger und vollständiger Ausbildung auf demselben Stock wie die Zoosporangien. Oogonien und Antheridien sind von ähnlicher Form wie bei den Peronosporeen. Die ersteren entstehen durch kugelige Anschwellung gewöhnlich von Zweigenden, nicht selten aber auch interkalar an einem Schlauche. Die Eibildung ist aber eine andere als bei den Peronosporeen. Es wird nämlich der Protoplasmainhalt des Oogoniums in seiner Gesammtheit zur Eibildung verwendet, die Ausscheidung von Periplasma findet hier also nicht statt. Bei Aphanomyces bildet sich im Oogonium nur

ein Ei, bei anderen theilt sich der Oogonieninhalt in zwei oder viele Eier, deren Entwicklung drei, hier nicht näher zu beschreibende Stadien durchläuft, die Ballung, Trennung und Glättung. — Wenn die Schwellung der Oogonien begonnen hat, bilden sich auch die Antheridien. Es sprossen dünnere Zweige meist aus dem Tragfaden des Oogoniums hervor, die dem letzteren zuwachsen und sich an dasselbe anschmiegen. Die durch eine Querwand abgegrenzte Endzelle eines solchen Zweiges ist das Antheridium. Die Funktionen der Geschlechtsorgane sind auch hier erst durch DE BARY's Untersuchungen klar gelegt worden. Als Beispiel diene Saprolegnia ferax. Die kleinsten Oogonien enthalten hier nur ein Ei (Oosphaere), die größeren 10 bis 20. Die Oogonienmembran besitzt rundliche, unverdickt gebliebene Stellen, also Tüpfel, ein bestimmter morphologischer Ort für die Anlegung der Antheridien an die Oogonien besteht aber nicht, dieselben treiben ihre Befruchtungsschläuche auch durch die verdickten Membranstellen des Oogoniums hindurch. In ihrer Mitte haben die Eier einen helleren Fleck, den Kernfleck, der wahrscheinlich nichts anderes ist als ein Zellkern, ihre Oberfläche wird gebildet von einer dünnen, körnerfreien Hautschicht. Das Volumen der Eier wird im Verlauf ihrer Bildung kleiner, es wird also Wasser abgegeben. Sie liegen dann als kugelige Ballen in der Mitte des Oogoniums, außer ihnen ist in demselben nur noch Wasser vorhanden. In den Antheridien hat sich indes der Inhalt in einen wandständigen Plasmatheil differenzirt, der einen centralen, wasserreichen umgiebt. Die Antheridien beginnen dann an ihren Ansatzflächen schlauchförmige Ausstülpungen zu treiben (ein Antheridium kann 2—3 Schläuche treiben), die Befruchtungsschläuche, welche nun durch die Wand des Oogoniums hindurch in dieses eindringen. Ist nur ein Ei vorhanden, so wächst der Schlauch auf dasselbe zu und presst sich mit seinem Ende dem Ei fest auf, am Rande der Ansatzstelle tritt dann nach wenigen Minuten eine Aussackung hervor, welche ihrerseits rasch wieder zu einem Schlauche auswächst, der anfangs sich auf der Eioberfläche fortschiebt, später auch wohl andere Richtung einschlägt. Sind mehrere Eier vorhanden, und es tritt nur ein Schlauch ein, so wächst dieser zunächst auf das nächste Ei hin. Die Aussackung wächst dann über das erste Ei weggleitend zum zweiten etc. Der Schlauch berührt die Eier und an der Ansatzstelle desselben weichen in manchen Fällen die Körner des Eiplasmas zurück. Das aufsitzende Ende des Schlauches aber zeigt sich stets völlig geschlossen, eine Öffnung desselben und sichtbarer Austritt von Antheridieninhalt in das Ei (wie bei Pythium etc.) findet nicht statt. Trotzdem zeigen die Eier ganz normale Reifungserscheinungen, sie umgeben sich mit einer, später in Epi- und Endosporium differenzirten Cellulosehaut etc. — Ebenso wie S. ferax verhalten sich z. B. Achlya prolifera und polyandra; bei anderen Saprolegniaindividuen findet zwar eine feste Anwachsung des Antheridiums an die Oogonienwand statt, aber es bilden sich keine Befruchtungsschläuche, oder solche welche die Eier nicht erreichen. — Endlich finden sich sowohl bei Saprolegnia ferax, als S. asterophora, Achlya spinosa und Aphanomyces sehr häufig Individuen, deren Oosporen ohne alle Mitwirkung von Antheridien, die auch der Form nach nicht vorhanden sind, alle ihre Entwicklungsstadien in derselben Form durchlaufen, wie wenn Antheridien und Befruchtungsschläuche vorhanden sind. Aus alledem geht hervor, dass eine Befruchtung, wie sie bei den Peronosporeen, am ausgeprägtesten bei Pythium, stattfindet, bei den Saprolegnieen nicht vorhanden ist, es sind dieselben vielmehr eine Pflanzengruppe, welche die geschlechtliche Fortpflanzung verloren haben, es ist bei ihnen die Erscheinung des Zeugungsverlustes, der Apogamie, eingetreten. Und zwar finden wir, wenn wir die Peronosporeen mit in den Kreis der Betrachtung ziehen, eine höchst interessante allmähliche Anbahnung des Verhältnisses, die wir, mit DE BARY's Worten hier noch einmal wiedergeben:

1) Das eine Ende der Reihe wird gebildet von den Pythiumformen, bei denen der größte Theil des Protoplasmas des Antheridiums als Gonoplasma in das Ei hinüberwan-

dert, nachdem sich auf diesem die zarte Wand des Befruchtungsschlauches geöffnet hat. Zwischen Ei und Antheridium findet mit andern Worten Kopulation statt.

2) Bei Phytophthora tritt durch den Befruchtungsschlauch eine minimale, aber optisch noch zu verfolgende Menge von Protoplasma aus dem Antheridium in das Ei über. Eine enge Öffnung des Schlauches muss auch hier vorhanden sein.

3) Bei Peronospora konnte das Vorhandensein der letzteren nicht mehr direkt erkannt und das Protoplasma des Antheridiums auf dem Wege in das Ei nicht direkt verfolgt werden. Nach der im Übrigen sehr vollständigen Übereinstimmung der beobachteten Erscheinungen mit den für Phytophthora nachgewiesenen ist aber der Übertritt einer minimalen Plasmamenge als höchst wahrscheinlich anzunehmen. Ob dieselbe eine enge, aber doch gröbere Öffnung der dem Ei aufsitzenden Schlauchwand, oder auf diosmotischem Wege die Micellarinterstitien dieser passirt, muss dahin gestellt bleiben.

4) Bei bestimmten Formen oder Individuen von Saprolegnia, Achlya, Aphanomyces tritt zwar feste Berührung von Schlauch und Ei ein, eine Öffnung und sichtbarer Austritt von Antheridieninhalt in das Ei findet aber nicht statt.

5) Andere Individuen von Saprolegnia (bei S. torulosa, asterophora) zeigten zwar feste Anwachsung des Antheridiums an die Oogonienwand, aber entweder keine Befruchtungschläuche oder nur solche, welche die Eier nicht erreichen.

6) Endlich Oogonien und Oosporen ohne Anlegung von Antheridien ausgebildet. —

Die Keimungserscheinungen der Oosporen stimmen mit den oben für die Peronosporeen beschriebenen überein, d. h. die ganze protoplasmaführende Oospore wird nach Bildung eines kurzen Keimschlauches zum Zoosporangium, oder alles Plasma wandert in den Keimschlauch, der durch eine Querwand abgegrenzt zum Zoosporangium wird, bei hinreichender Ernährung aber sich verzweigen und mehrere typische Sporangien bilden kann, worauf er zu Grunde geht, oder endlich die Bildung von Zoosporangien findet zunächst überhaupt nicht statt, sondern der Keimschlauch wächst zum vegetirenden Thallus heran, der erst, wenn er seine normale Gestalt und Größe erreicht hat, Zoosporen und Oogonien bildet. Achlya polyandra und verschiedene Saprolegniaarten können je nach Umständen alle drei Keimungsarten zeigen, Achlya spinosa z. B. nur die dritte, Phytophthora omnivora nur die zweite etc.

4) Die Ascomyceten

bilden eine umfangreiche und sehr mannigfaltig gegliederte Gruppe, auf deren charakteristische Eigenthümlichkeiten unten noch zurückzukommen sein wird. Vor Allem sind sie dadurch gekennzeichnet, dass ihre Sporen sich in Ascis bilden, d. h. in Mehrzahl aus dem protoplasmatischen Inhalt von keulenförmigen oder kugeligen Schläuchen hervorgehen. In ihren einfachen Formen schließen sich die Ascomyceten unmittelbar bezüglich ihrer Fruchtbildung an die Peronosporeenreihe an. Betrachten wir z. B. die Fruchtbildung von Podosphaera, so sehen wir an der Kreuzungsstelle zweier Mycelfäden zwei kleine Seitenäste entspringen, nämlich eine ovale, durch eine Querwand sich vom Mycelium abgrenzende Zelle (*w* Fig. 63) und einen schlankeren, aus dem anderen Mycelast entspringenden Seitenast, der sich der ovalen Zelle dicht anschmiegt und nahe unter seinem Sitze noch eine kleine stumpfe Zelle (*m* Fig. 63) abgliedert. Es ist, wie auch die weitere Entwicklung zeigt, klar, dass diese Organe die größte Ähnlichkeit mit den bei der geschlechtlichen Fortpflanzung der Peronosporeen auftreten-

den haben: der dünne Zweig entspricht dem Antheridienzweig, die an seinem Ende abgegliederte Zelle dem Antheridium, der dickere, ovale aber dem weiblichen Organ, dem Oogonium. Der dem Oogonium entsprechende Thallusast (*w* Fig. 63) wird von de Bary[1]) aus gleich zu besprechenden Grün-

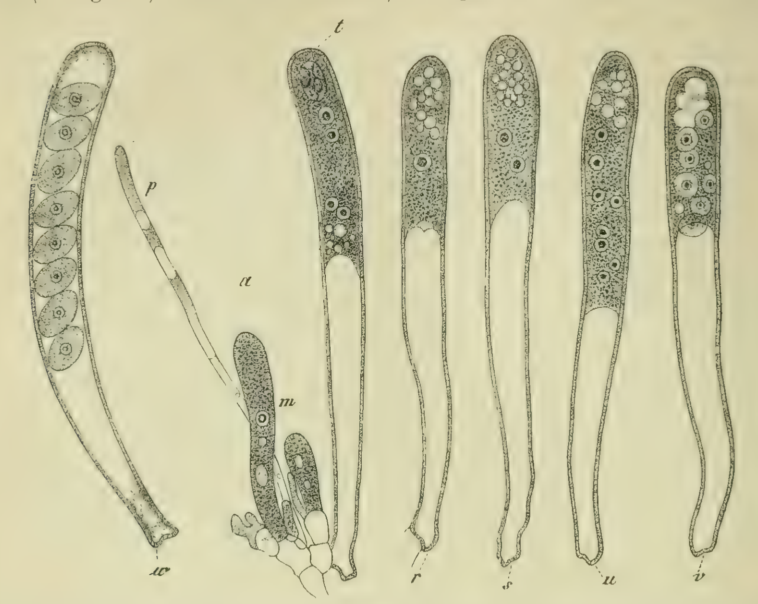


Fig. 62. Peziza confluens. *a* kleines Fragment des Hymeniums *p* Paraphyse, daneben drei junge Asci. *r*—*w* erwachsene Asci, Entwicklungsfolge nach den Buchstaben, in *r* Zellkern noch ungetheilt, in *s* zwei durch Theilung des inneren Kernes entstandene Kerne, in *u* und *v* deren weitere Vermehrung. *w* Ascus mit reifen Sporen. Nach de Bary. (Vgr. 390).

den als Archikarpium (Ascogon) bezeichnet; das Antheridium, resp. der Antheridienzweig, führte früher den Namen Pollinodium. Eine sexuelle

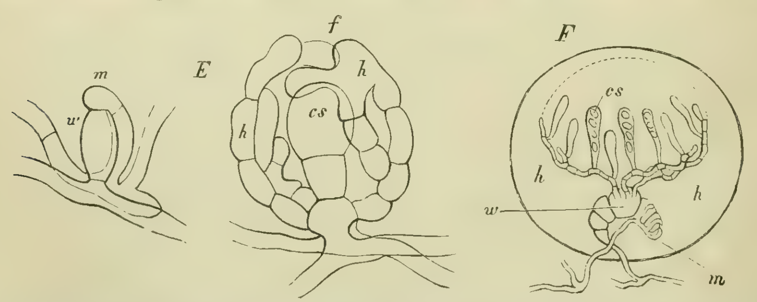


Fig. 63. Schematische Darstellung der Fruchtentwicklung einiger Ascomyceten. *E* Podosphaera. *F* Ascobolus (nach de Bary und Janczewski) *w* Archikarp (Ascogon) *m* Antheridienzweig, *h* aus sterilen Zweigen gebildete Hülle der Sporenfrucht (des Karpospors).

Funktion der beiden Theile, des Antheridiums und Archikarpiums, d. h. ein Übertritt von befruchtendem Stoff von ersterem in das letztere ist hier nicht erwiesen, so wenig wie bei den Saprolegnieen, und wie bei den letz-

1) Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Pilze, IV. Heft.

teren erscheint es wahrscheinlich, dass eine solche überhaupt auch nicht stattfindet, d. h. dass die der Form nach vorhandenen, denen der Peronosporeen homologen Organe hier funktionslos geworden sind. Das Archikarpium verhält sich aber bezüglich der Differenzirung seines Inhaltes nicht als Oogonium, d. h. es wird hier kein Ei gebildet, sondern das Archikarpium wird — möglicherweise in Folge einer befruchtenden Einwirkung des Antheridiums auf seinen Inhalt — zum Ascus, d. h. ein Theil seines Protoplasmas theilt sich in eine Anzahl kugeliger Portionen, deren jede sich mit einer Membran umgiebt und zur Ascospore wird. Schon frühzeitig aber wird das Archikarp umwachsen von Hyphen, die unter der Basalwand desselben auch aus dem Antheridienzweig hervorwachsen, sie sind durch Querwände abgetheilt und bilden eine dichte Hülle um den jungen Ascus, also in ähnlicher Weise, wie die Zygospore von Mortierella umhüllt wird (s. p. 99). Podosphaera gehört zu den Erysipheen. Bei anderen Gliedern dieser Familie enthält die Ascusfrucht mehrere Asci, diese gehen hervor aus einem mehrgliedrigen Archikarpium (vgl. Fig. 63 *w*), es ist hier also ein dicker, gegliederter Hyphenast, aus dem die fertilen Fäden (Asci) hervorgehen, die schließlich die Sporen erzeugen; das Archikarp heißt aus diesem Grunde auch A s c o g o n. Archikarp und Antheridienzweig sind zuweilen an Größe nur wenig von einander verschieden, ja bei Gymnoascus z. B. einander an Größe völlig gleich, häufiger ist jedoch das Archikarp größer und mehrzellig, der Antheridienzweig ein dünner verzweigter Schlauch, der sich vom Archikarp aber immer dadurch unterscheidet, dass nur aus letzterem die fertilen (d. h. ascusbildenden, ascogenen) Hyphenzweige entspringen, während das sterile Gewebe des Fruchtkörpers aus dem Träger des Archikarps, zuweilen auch aus anderen, benachbarten Zellen entspringt. Der Antheridienzweig legt sich entweder seiner ganzen Länge nach dem Archikarpium direkt an, oder berührt nur mit seiner Spitze den vorderen, zuweilen lang ausgezogenen Theil desselben. Dass zwischen Antheridienzweig und Archikarp kein direkter Plasmaübertritt nachweisbar ist, dieselben vielmehr geschlossen bleiben, wurde oben schon betont. Gewöhnlich ist es auch nicht die vom Antheridienzweig unmittelbar berührte, sondern eine der Basis nähere Partie des Archikarps, aus welcher später die fertilen Fäden des Fruchtkörpers entspringen, was an analoge Verhältnisse bei der Fruchtbildung der Florideen erinnert. Noch viel mehr Übereinstimmung mit denselben zeigt die Fruchtbildung der Ascomycetenabtheilung, welche mit Algen auf eigenthümliche Weise vergesellschaftet die als F l e c h t e n bezeichneten Organismen bilden (s. u. und betreffs der Basidiomycetenflechten p. 125 ff.). Wie bei den Florideen finden sich hier nämlich in besonderen Behältern, den Spermogonien, erzeugte Spermatien als männliche Befruchtungsorgane. Das Archikarp (Ascogon) aber entwickelt wie bei den Florideen einen besonderen Empfängnissapparat, das Trichogyn, mit dessen Spitze die Spermatien wie bei den Florideen kopuliren. Ein Antheridien-

zweig findet sich hier also nicht, seine — etwaige — Funktion wird hier ersetzt durch die Spermatien.

Diesem Falle von sexueller Erzeugung des Ascomycetenfruchtkörpers gegenüber steht nun eine Anzahl anderer, neuerdings bekannt gewordener, wo bei der Bildung desselben von Sexualorganen, Archikarp (Ascogon) und Antheridienzweig, auch der Form nach nichts mehr zu finden ist, also die frühe Differenzirung in sterile und fertile Hyphen des Fruchtkörpers unterbleibt. So bei Pleospora herbarum[1], Chaetomium[2], Peziza Fuckeliana, tuberosa und sclerotiorum[3]. Die Sklerotien der letzteren z. B. entstehen (auf weite Strecken der Mycelien zugleich) durch lebhafte vegetative Aussprossung von Hyphenästen, und aus dem Innern der Sklerotien sprossen dann bei der Weiterentwicklung derselben in Form dichter Hyphenbündeln die becherförmigen Fruchtkörper hervor. Die Träger und Erzeuger der Asci sind hier Hyphen, welche von den benachbarten sterilen in nichts verschieden sind, als dadurch, dass die Asci als Verzweigungen an ihnen entstehen. Bei diesen Ascomyceten ist also die Rückbildung so weit gegangen, dass die Geschlechtsorgane, Archikarp und Antheridienzweig, auch der Form nach nicht mehr vorhanden sind, ähnlich wie wir oben bei den Saprolegnieen gesehen haben, dass bei manchen Arten die Bildung von Antheridienzweigen bei bestimmten Individuen gänzlich unterbleibt, obwohl die Oosporen dieser Saprolegnieen sich ganz so wie die der übrigen ausbilden, und einen ähnlichen Fall von Zeugungsverlust, Apogamie, werden wir später bei den Farnen noch kennen lernen.

Die Entstehung der Sporen im Ascus[4]) wird durch Fig. 62 veranschaulicht. Im jungen Ascus (*m*, *r* Fig. 62) befindet sich ein Zellkern, dieser theilt sich in zwei, welche auseinanderücken (Fig. 62 *s*), an diesen wiederholt sich die Theilung, und indem jeder der vier so entstandenen sich noch einmal theilt, sind im Ascus acht freie Zellkerne vorhanden. Jetzt erst erfolgt Zellbildung um dieselben (Fig. 62 *r*), indem sie sich mit Plasma umgeben, das auf seiner Außenfläche eine Membran bildet. Im reifen Ascus (Fig. 62 *w*) ist außer den Sporen nur wenig Plasma mehr vorhanden, es ist zur Bildung derselben fast ganz aufgebraucht worden.

Was den Bau des Fruchtkörpers betrifft, so giebt es einige Formen, bei welchen von einem solchen nicht eigentlich die Rede sein kann. So bei Gymnoascus, wo die Asci Ästen des Myceliums entspringen, die nicht zu einem scharf abgegrenzten und von einer zusammenhängenden Hülle um-

---

1) Bauke, Zur Entwicklungsgeschichte der Ascomyceten. Bot. Ztg. 1877. p. 313.

2) Zopf, Unters. über Chaetomium. Bot. Ztg. 1879. p. 73.

3) Brefeld, Botan. Unters. über die Schimmelpilze. IV.

4) Vgl. de Bary, Über die Fruchtentwicklung der Ascomyceten, p. 34. — Strasburger, Über Zellbildung und Zelltheilung. III. Aufl. p. 49 ff. — Schmitz, Sitzungsber. der niederrhein. Ges. Aug. 1879. p. 20 des Separatabdr.; vgl. hier auch die Sporenbildung von Exoascus und Tuber.

gebenen Fruchtkörper vereinigt sind. Und noch weniger ist dies der Fall bei Exoascus und den Hefepilzen, die als reducirte Ascomyceten im Anschluss an diese besprochen werden sollen. Bei den anderen Ascomyceten dagegen bildet sich am Mycelium ein mehr oder weniger complicirter, aus zahlreichen Hyphen zusammengesetzter Fruchtkörper. Derselbe besteht aus zwei wesentlich verschiedenen Theilen, einem sterilen, der zuweilen in großer Mächtigkeit entwickelt ist, und einem fertilen, sporenerzeugenden. Bilden die Hyphen des letzteren eine zusammenhängende Schicht, so wird dieselbe als Hymenium bezeichnet. Neben den Ascis befinden sich in demselben gewöhnlich noch die Paraphysen: ein- oder mehrzellige, haarähnliche sterile Hyphenzweige. — Je nach der Ausbildung der Fruchtkörper lassen sich die Ascomyceten in verschiedene Unterabtheilungen vertheilen. Bei den Discomyceten oder Scheibenpilzen hat der Fruchtkörper die Form einer rundlichen, oft gestielten Scheibe oder Schüssel (Fig. 64 *A*), deren concave freie Oberfläche von dem Hymenium eingenommen wird. Die Fruchtkörper der Pyrenomyceten dagegen sind nicht offen, sondern münden nur in einem engen Kanal oder Öffnung nach außen, sie bestehen aus der Wandung und dem inneren Theile (»Kern«) der hauptsächlich gebildet wird durch das die Innenfläche des Fruchtkörpers auskleidende Hymenium. Bei einer dritten Abtheilung, die sich als die cleistokarpen Ascomyceten zusammenfassen lässt, befinden sich die Asci innerhalb der geschlossenen Hülle des Fruchtkörpers und werden erst durch deren Verwitterung etc. frei. Die Tuberaceen endlich zeichnen sich aus durch unterirdische, knollige Fruchtkörper, bei welchen das Hymenium in vielfach gewundene Kammern eingeschlossen ist (Tuber).

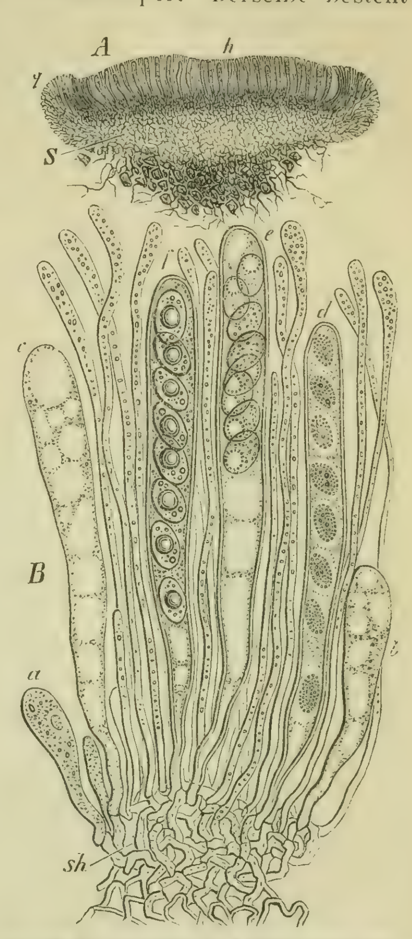


Fig. 64. Peziza convexula. *A* senkrechter Durchschnitt durch den ganzen Fruchtkörper, etwa 20mal vergr.; *h* Hymenium; *S* steriles Gewebe, das am Rande *q* das Hymenium napfartig umhüllt. An der Basis treten feine Fäden hervor die zwischen Erdkörnchen hinwachsen. — *B* kleiner Theil des Hymeniums in 550 mal. Vergrößerung; *sh* subhymeniale Schicht dicht verflochtener Hyphen; *a—f* Asci, verschiedenen Alters, dazwischeu dünnere Fäden (die Paraphysen) in denen rothe Körnchen liegen.

Die Zahl der in einem Ascus gebildeten Sporen ist sehr ungleich, bei den Trüffeln sind es zwei bis drei, bei andern vier, gewöhnlich aber acht. Die Ascosporen sind immer mit einer festen, cuticularisirten Haut, dem Exosporium überzogen, welches gewöhnlich mit Buckeln, Leisten oder Stacheln besetzt ist. Eine innere Hautschicht der Ascopore, das Endospor, bildet bei der Keimung, indem sie das Exosporium zersprengt oder durchbricht, den Keimschlauch (oder gleichzeitig deren mehrere), woraus das Mycelium hervorgeht. Das Mycelium erzeugt in vielen Fällen Gonidienträger (wie das der Peronosporeen), an denen Gonidien durch Abschnürung entstehen, und mehrere unserer gemeinsten Schimmelpilze sind nichts anderes als Gonidienformen von Ascomyceten, so Penicillium glaucum, Eurotium Aspergillus glaucus und Botrytis cinerea (letztere zu Peziza Fuckeliana gehörig). — Außer den Gonidienträgern findet man neben den Fruchtkörpern oder auf diesen selbst nicht selten noch besondere Behälter, in welchen größere oder kleinere Gonidien (Stylosporen in Pycniden, Spermatien in Spermogonien) erzeugt werden. In verschiedenen Fällen ist nachgewiesen, dass die Pycniden zu auf den betreffenden Ascomyceten parasitisch lebenden Pilzformen gehören, während in andern Fällen die Pycniden nur als eine weitere Form von Gonidienfruktifikationen der betreffenden Ascomyceten erscheinen. Unter dem Namen Spermogonien dagegen scheinen verschiedenartige Bildungen zusammengefasst zu sein; wirkliche Spermogonien, d. h. Behälter welche die männlichen Befruchtungszellen, Spermatien, bilden, sind bis jetzt nur für die Flechtenpilze nachgewiesen, während sich bei andern Ascomyceten die Spermatien von den Gonidien nur durch ihre Kleinheit und Keimungsunfähigkeit unterscheiden.

Die Pycniden sowohl als die auf freien Gonidienträgern erzeugten Gonidien können auch ganz fehlen, so z. B. bei Tuber. Vielfach aber, wie bei den oben erwähnten Schimmelpilzen, treten sie massenhaft auf, während die Sporenfrüchte bei Penicillium z. B. nur selten sich ausbilden.

1) Zu den einfachsten Ascomyceten gehört Gymnoascus[1]), ein auf Pferde- und Schafmist wachsender, sehr kleiner Pilz, dessen Mycelium zahlreiche Geschlechtsorgane erzeugt, die hier zur Zeit der Befruchtung einander vollkommen gleich sind; nach derselben theilt sich das Archikarp in eine Reihe von Zellen, welche in verzweigte, sehr kurze Fäden auswachsen, an deren Ende die achtsporigen Asci in dichten Haufen entstehen; nur andeutungsweise wird eine Fruchthülle gebildet; der fertile Theil des Fruchtkörpers ist also nackt und erinnert in dieser Beziehung an die einfachsten Florideen (Nemalion).

2) Cleistokarpe Ascomyceten.

a) Die Erysipheen[2]) bilden kugelige Früchte auf der Oberfläche der von ihnen bewohnten Substrate. Die Früchte bleiben meist so klein, dass sie mit unbewaffnetem Auge eben noch gesehen werden, während das Mycelium eine beträchtliche Größe er-

---

1) Baranetzky, Bot. Ztg. 1872, Nr. 10.

2) Tulasne, Selecta fungorum carpologia, I. Paris 1868. — De Bary, Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Pilze, III, 1870. (Abh. der Senckenb. Gesellschaft zu Frankfurt a/M.)

reicht. Die Fruchthülle ist eine dünne, an der Oberfläche aus Pseudoparenchym gebildete Hohlkugel, welche einen oder nur wenige aus dem Archikarp entspringende Asci umschließt.

Die sehr artenreiche Gattung Erysiphe (Mehlthaupilze) wohnt auf der Oberfläche der Blätter und grünen Stengel von Dicotylen, seltener auch von Monocotylen; die vielverzweigten Mycelfäden kriechen auf der Epidermis hin und kreuzen sich dabei vielfach, indem sie zugleich an zahlreichen Stellen Haustorien in die Epidermiszellen hineinsenden. Die Mycelien vermehren sich durch Gonidien, welche am Gipfel aufrechter unverzweigter Träger (Fig. 65 *I*) reihenweise abgeschnürt werden; diese früher Oidium genannten Regenerationsorgane sind bei manchen Arten die bis jetzt allein bekannten, so z. B. bei Erysiphe (Oidium) Tuckeri, dem Pilz, der die sog. Traubenkrankheit veranlasst. — Bei sehr vielen anderen Erysipheen sind dagegen die sexuell erzeugten Früchte leicht aufzufinden; häufig sprossen aus der Rinde derselben Fäden hervor, welche entweder wie Mycelfäden dem Substrat sich anschmiegen, oder in mannigfaltiger Form frei abstehen und eine zierliche Behaarung darstellen. Früchte und Gonidien entstehen übrigens auf demselben Mycel.

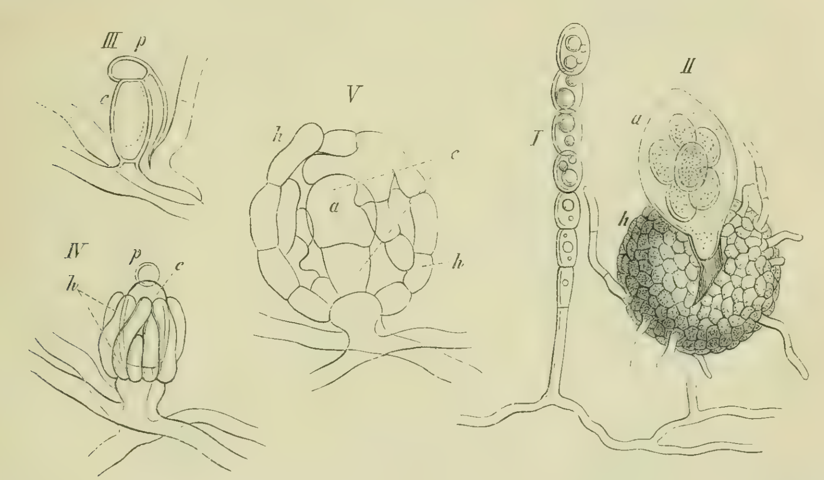


Fig. 65. *I* Gonidienträger, *II* reife Frucht von Erysiphe nach TULASNE. — *III* Archikarp und Antheridienzweig, *IV* dieselben bei Beginn der Fruchtbildung, *V* die junge Frucht von Podosphaera Castagnei nach DE BARY. — *c* Archikarp, *p* Antheridienzweig, *h* Fruchthülle, *a* der einzige Ascus.

Die einfachste Form der Fruchtbildung zeigt die Untergattung Sphaerotheca (Fig. 65): an solchen Stellen, wo die Mycelfäden sich kreuzen, entstehen die Archikarpien und Antheridienzweige dicht neben einander, von Anfang an einander berührend (III); beide sind kleine Seitenzweige, der zum Archikarp *c* werdende erweitert sich eiförmig und grenzt sich über der Basis durch eine Querwand ab; der den Antheridienzweig *p* erzeugende krümmt sich über den Scheitel des Archikarps und wird dort durch eine Querwand getheilt. Nach der so bewirkten »Befruchtung« sprossen unter der Basalwand des Archikarps, aber auch aus dem Antheridienzweig, Fäden hervor (*IV h*), welche, dem Archikarp dicht anliegend, emporwachsen und über seinem Scheitel sich zusammenwölben; nachdem diese Fäden durch Quertheilungen mehrzellig geworden sind, bilden sie, seitlich dicht zusammenschließend, ein Pseudoparenchym; diese Fruchthülle erzeugt aber, sich erweiternd, auf der Innenseite kurze Zweige, welche den nun erweiterten Raum zwischen der Rinde und dem noch wenig vergrößerten Archikarp erfüllen (*V h*). Nun beginnt auch das anfangs noch einzellige Archikarp stärker zu wachsen, durch eine Querwand

wird es in eine untere und eine obere Zelle zerlegt; jene kann als der einfachste Fall eines ascogenen Fadens betrachtet werden, dessen Scheitelzelle sofort zum Ascus wird (*V a*); im Protoplasma desselben, der bei seinem Wachsthum die Fruchthöhle endlich ganz ausfüllt, entstehen durch freie Zellbildung (vgl. oben p. 170) acht Sporen; durch Druck auf die Frucht schlüpft er (*II a*) heraus. — Bei anderen Erysiphen, deren Früchte mehrere Asci enthalten, wie E. Umbelliferarum, communis, lamprocarpa u. a. ist das Archikarp anfangs ebenfalls einzellig, wächst aber in der Hülle zu einem dicken, längeren, gekrümmten Faden aus, der durch mehrere Querwände gegliedert wird; mehrere der Gliederzellen treiben nun seitliche kurze Zweige aus, welche die Asci erzeugen.

Diese mit mehreren Ascis versehenen Erysiphen bilden nun den Übergang zu den Eurotien, bei denen das Archikarp schon vor der Befruchtung sich stark verlängert und dabei korkzieherartig sich windet.

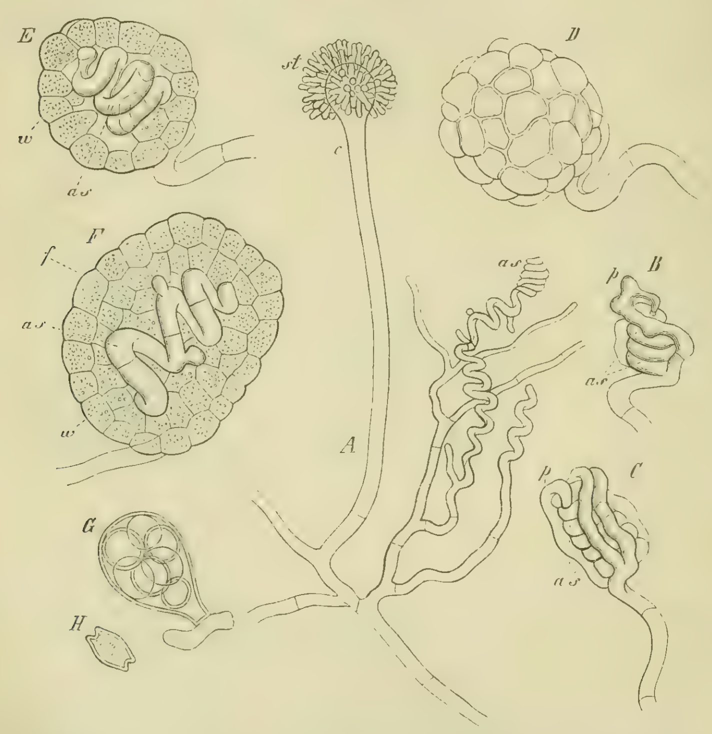


Fig. 66. Entwicklung von Eurotium repens nach de Bary. *A* kleiner Theil eines Myceliums mit dem Gonidienträger *c* und jungen Archikarpien *as*. *B* das schraubige Archikarp *as* mit dem Antheridienzweig *p*. — *C* dasselbe mit beginnender Umwachsung durch die Fäden, aus denen die Peritheciumwand entsteht; *D* ein Perithecium von außen gesehen. — *E* und *F* junge Perithecien im optischen Längsschnitt, *w* Wandungszellen, *f* Füllgewebe, *as* das Archikarp. — *G* ein Ascus. — *H* eine Ascopore.

b) Die Entwicklungsgeschichte von Eurotium repens und Eurotium Aspergillus glaucus ist ebenfalls von de Bary ausführlich beschrieben worden. Beide Arten bewohnen die verschiedenartigsten, zersetzungsfähigen, todten organischen Körper, besonders häufig eingekochtes Obst. Der Pilz erscheint hier als ein die Oberfläche überziehendes, feinfadig flockiges Mycelium von weißer Farbe, aus welchem sich bald die Gonidienträger in großer Zahl erheben; diese schwellen oben kugelig an, und aus der oberen Hälfte der Kugel sprossen, dicht gedrängt und radial gestellt, zahlreiche,

zapfenförmige Ausstülpungen, die Sterigmen, hervor, deren jedes nach und nach eine lange Kette von grünlichen Gonidien producirt, so dass endlich der Kopf des Trägers mit einer dicken Lage derselben bedeckt ist. — Während dieser Gonidienbildung entstehen an demselben Mycelium die Sexualorgane. Das Archikarp ist das korkzieherförmig gewundene Endstück eines Myceliumzweiges (Fig. 66 *A*, *as*), dessen Windungen mehr und mehr zusammenrücken, bis sie, sich berührend, eine hohle Schraube (*C*, *D*) darstellen; während dieses Vorganges treten ungefähr ebenso viele zarte Querwände auf, als Schraubenwindungen (5—6) vorhanden sind. Aus der untersten Windung des Archikarps sprossen nun an gegenüberliegenden Stellen zwei dünne Zweige hervor, welche auf der Außenseite der Schraube hinaufwachsen, einer derselben wächst rascher, erreicht die oberste Windung und legt sich mit seiner Spitze (*B*) dieser dicht an; dieser Zweig ist der Antheridienzweig; zwischen seiner Spitze und der des Archikarps findet Conjugation statt, indem an der Berührungsstelle die Haut sich auflöst und die Protoplasmainhalte sich verschmelzen. Bald darauf sprossen aus dem untern Theil des Antheridienzweigs sowie des Archikarps neue Fäden hervor, die an Zahl zunehmend und der Schraube dicht angeschmiegt (*C*) diese endlich ganz umhüllen; durch zahlreiche Quertheilungen bildet sich aus diesen Schläuchen eine Schicht polygonaler Zellen (*D*), welche die Schraube umhüllt. Die Zellen der Hüllschicht wachsen nach innen hin aus, die Papillen werden durch Querwände abgegliedert (*E*), und während die Hüllschicht an Umfang gewinnt, wird der dadurch vergrößerte Innenraum des Peritheciums von jenen Papillen ausgefüllt, indem sie dicht gedrängt bis an das Archikarp und zwischen seine sich nun lockernden Windungen hineinwachsen, wobei sie durch Querwände in zahlreiche isodiametrische Zellen zerfallen, so dass endlich der Raum zwischen der Hüllschicht und den Windungen der Schraube von einem Pseudoparenchym, dem Füllgewebe, erfüllt ist (*F*). — Während dieser Vorgänge treten in dem Archikarp zahlreichere Querwände auf, und bald sprossen aus seinen Gliederungen zahlreiche Zweiganfänge hervor, die sich zwischen die Zellen des Füllgewebes nach allen Seiten eindrängen, sich durch Querwände theilen und sich verästeln; ihre letzten Verzweigungen sind die Asci (*G*) welche demnach ihre Entstehung dem durch das Pollinodium befruchteten Ascogon vedanken. Diese inneren Veränderungen sind von einer beträchtlichen Größenzunahme des ganzen Peritheciums begleitet. Während der Entwicklung der Asci lockert sich das Füllgewebe, dessen Zellen sich abrunden, quellungsfähig werden, ihren fettreichen Inhalt verlieren und endlich verschwinden; im reifen Perithecium ist das Füllgewebe von den Sporenschläuchen verdrängt. — Die Zellen der Wandschicht folgen der Umfangszunahme des Peritheciums, bedecken sich mit einem schwefelgelben Überzug, der eine beträchtliche Dicke erreicht und wahrscheinlich aus harz- oder fettartiger Substanz besteht; endlich collabiren und vertrocknen die Zellen der Wandschicht; auch die achtsporigen Asci lösen sich auf, und zuletzt besteht das Perithecium nur noch aus dem brüchigen gelben Ueberzug und der davon umschlossenen Sporenmasse, die bei leichtem Druck auf jene frei wird. Ähnlich wie das Perithecium bedeckt sich auch das Mycelium mit einem jedoch fuchsrothen Überzug, auf welchem nun die Perithecien dem bloßen Auge als gelbe, einzeln erkennbare Körnchen erscheinen. Die reifen Sporen haben die Gestalt biconvexer Linsen (*H*); bei der Keimung schwillt das den Keimschlauch treibende Endosporium stark an und sprengt das Episporium in zwei Hälften. Das aus den Ascosporen erwachsende Mycelium erzeugt, ebenso wie das aus den Gonidien entstehende, zuerst Gonidienträger und später Perithecien; ein eigentlicher Generationswechsel zwischen geschlechtlichen und ungeschlechtlichen Generationen ist aber hier nicht vorhanden.

c) Das Mycelium von **Penicillium glaucum** wächst auf fast allen organischen Substraten, selbst auf Flüssigkeiten, wo es zuletzt dicht verfilzte Häute bildet. Aus ihm entspringen aufrechte Zweige, die sich oben pinselartig verzweigen und an den Zweigenden lange Ketten grünlicher Gonidien erzeugen, die fast überall in der Luft verbreitet sind und es bewirken, dass dieser Pilz sich überall von selbst einfindet.

Der Fruchtkörper von Penicillium bildet sich nur unter Abschluss von Luft und Licht, wo die leicht kenntlichen Gonidienträger sich nicht entwickeln, und da die Früchte nur die Größe kleiner, gelblicher Stecknadelköpfe erreichen, wurden sie übersehen, bis es Brefeld gelang, ihre Bildung künstlich hervorzurufen. »Die Mycelien[1] müssen auf einem Substrat erzogen werden, wo sie durch die üppigste Ernährung bei Vermeidung jeglicher Störung den Höhepunkt vegetativer Entwicklung erreichen. Bei diesem angelangt, in der Regel zwischen dem 7. bis 10. Tage nach der Kultur der Sporen, muss durch geeignete Methode der Kultur der Zutritt des atmosphärischen Sauerstoffs und die durch ihn herbeigeführte Erschöpfung der Mycelien in Gonidienträger sorgfältig vermindert werden. Da diese Bedingungen in der Natur der Regel nach nicht erfüllt sind, so erklärt es sich leicht, weshalb man Penicillium bisher nur in ungeschlechtlicher Vermehrung kennt.

Die Geschlechtsorgane von Penicillium stimmen in den wesentlichen Momenten mit den durch de Bary bei Eurotium bekannten überein, bestehend aus einem weiblichen, schraubenförmigen Archikarp und einem dem Archikarp gleich gestellten Antheridienzweig.

Das Archikarp wird zwar von Fäden auch hier dicht umhüllt, die unterhalb desselben austreiben; aber das Archikarp wächst zugleich aus und seine Verzweigungen wachsen in die zunächst fadige Hülle hinein.

Wenn die Hülle in 8—15facher Fadenlage das auswachsende Archikarp umschließt, findet keine neue Auflagerung mehr statt, vielmehr nur eine weitere Ausbildung der angelegten Fäden.

Sie besteht zunächst in einer reichen Gliederung der Fäden, deren Zellen sich dann durch Dehnung zu einem Gewebe schließen. Mit dem allmählig eintretenden Gewebeschluss wird das Vordringen der ascogenen Fäden erst erschwert und endlich gehindert; doch sind sie in ihrer Lage auf medianen Schnitten als concentrisch verlaufende dicke Hyphen deutlich erkennbar.

Nach eingetretener Gewebebildung findet eine starke nicht überall gleichmäßige Dehnung der Zellen um das 6—8fache ihrer Größe statt und endlich eine sehr starke Verdickung der Membranen.

Die letztere beginnt an zwei Stellen zugleich, innen in den ascogenen Hyphen, außen in einer Zone, die einige Zelllagen unter der Peripherie liegt.

Der von den Mycelien nunmehr befreite Fruchtkörper von der Größe und Farbe eines groben gelben Sandkorns stellt in diesem Zustand ein Sklerotium dar, welches außen aus 2—4 tangential gestreckten Zelllagen besteht, die eine gelb-braune Farbe besitzen. Ihnen folgen nach innen große mehr radial angeordnete Zellen, die nach dem Innern zu an Größe abnehmen. Sie sind durchsetzt von den ascogenen Hyphen, die erstarrt in dem Gewebe liegen in der Form vielverzweigter Gänge.

Die Sklerotien können trocken aufbewahrt eine Ruhezeit von mehr als 3 Monaten vertragen, ohne dadurch ihre Keimkraft zu verlieren.

Werden sie auf Fließpapier feucht aufgelegt, so tritt nach 6—7 Wochen eine weitere

---

1) Die Darstellung im Text ist fast ganz aus der IV. Auflage entnommen, welche den betreffenden Passus aus Brefeld's vorläufiger Mittheilung (Flora 1875) wörtlich abgedruckt hat. Ausführlicheres in dessen »Schimmelpilze« II. Heft. Neuerdings hält Brefeld die Vorgänge der Sporenfruchtbildung bei Penicillium nicht mehr für einen Sexualakt, sondern für eine vegetative Sprossung, und hat diese Ansicht auch auf Fälle übertragen, wo wie z. B. bei Erysipheen Archikarp und Antheridienzweig deutlich unterscheidbar sind. Die Homologie dieser Organe mit den entsprechenden der Peronosporeen ist aber — ganz abgesehen von ihrer Funktion — durch de Bary's neue Forschungen und Darlegungen als sicher erwiesen anzusehen; Penicillium, Peziza sclerotiorum etc. sind, wie oben erwähnt, rückgebildete Formen.

Entwicklung der ascogenen Hyphen ein. Sie nehmen die Gestalt lebender Pilzfäden wieder an, gliedern sich in kurze Zellen und jede Zelle vermag einen Spross zu treiben, der sich gleich mit seinem Ursprunge in einen dicken und einen dünnen Faden theilt. Die dicken Fäden dienen der Fruktifikation, die dünnen zum Verzehren des umliegenden Gewebes und zur Ernährung des dicken. Sie sind wenig verzweigt und scheidewandlos. Die dicken hingegen treiben gleich hinter ihrer Spitze zahlreiche, dicht auf einander folgende Seitenzweige und haben zwischen je zwei Seitenzweigen eine Scheidewand. Die Seitenzweige werden ihrer ganzen Ausdehnung nach zu einer Kette von Ascen; jeder Ascus bildet 8 Sporen.

Die weitere Entwicklung geht damit zu Ende, dass alles Gewebe im Innern bis auf die braune Hülle verzehrt wird, dass die reifen Ascen mit sammt ihren Hauptaxen und den sie ernährenden Fäden durch Auflösung verschwinden, und dass schließlich, 6—8 Monate nach dem Auslegen, die äußerlich nicht veränderten Sklerotien in eine Blase umgewandelt sind, die eine dichte Masse zahlloser hellgelber Sporen umschießt.

Aus jeder Ascusspore geht bei geeigneter Kultur ein Mycelium hervor, welches dem aus einer Gonidie gebildeten völlig gleicht und durch die höchst charakteristischen Gonidienträger ausgezeichnet ist, deren jeder durch die Mycelfäden hindurch direkt auf die einzelnen Keimsporen genetisch zurückverfolgt werden kann.

Wenn die Sklerotien durch zu starkes Austrocknen, durch Alter oder sonstige Störungen ihre Keimkraft verlieren, d. h. wenn die ascogenen Fäden im Innern abgestorben sind, keimen mitunter einzelne Zellen des Gewebes aus. Ihre Keimschläuche treten durch vorhandene Risse des Sklerotiums an die Oberfläche und bilden hier gewöhnliche Gonidienträger. Hierdurch tritt die physiologische Verschiedenheit oder vielmehr der Gegensatz zwischen den ascogenen Fäden und dem sie umgebenden Gewebe noch deutlicher hervor.»

3) Die Pyrenomyceten (Kernpilze)[1]) erzeugen ihre meist achtsporigen und langkeulenförmigen Asci im Inneren kleiner, rundlicher und flaschenförmiger Behälter, welche als Perithecien bezeichnet werden; die Hülle des Peritheciums besteht, zumal wenn es einzeln frei liegt (Sphaeria, Sordaria u. a.), aus einem festen pseudoparenchymatischen Gewebe, meist von dunkler Farbe; der Inhalt ist anfangs ein zartes, durchsichtiges, luftfreies Gewebe, welches später durch die Asci und Paraphysen verdrängt (resorbirt) wird; diese entspringen einem die Peritheciumwand auskleidenden oder nur ihre Basis einnehmenden Hymenium. — Das Perithecium ist entweder von Anfang an geöffnet (z. B. Sphaeria typhina, Sordaria), oder es ist anfangs geschlossen und bildet später einen mit Haaren ausgekleideten Mündungskanal, durch den die Sporen entleert werden (Xylaria).

Bei einer Reihe von Arten (Sphaeriae simplices: z. B. Pleospora, Sordaria) entstehen diese Perithecien frei auf dem fadigen unscheinbaren Mycelium (welches meist schon abgestorbene, aber auch lebende Pflanzen bewohnt) einzeln oder truppweise. In solchen Fällen ist es besonders nach Woronin's Untersuchungen an Sphaeria Lemaneae und Sordaria gewiss, dass jedes Perithecium einem Archikarp seine Entstehung verdankt, dass es also eine ganze Frucht darstellt. Bei anderen Pyrenomyceten aber (z. B. Xylaria) entsteht aus dem Mycelium zunächst ein sog. Stroma, d. h. ein polsterförmiger, hutförmiger, becherförmiger oder strauchartig verzweigter Träger, der aus dichter, anscheinend homogener Gewebemasse gebildet ist; erst in ihm entstehen dann zahlreiche

---

1) Tulasne, Selecta fungorum carpologia. Paris 1860—65. — Woronin und de Bary, Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Pilze. Frankfurt 1870 (Separatabdr. aus Abh. der Senckenberg'schen Gesellsch. zu Frankfurt a./M.). — Fuisting, Bot. Ztg. 1868. p. 179. — Bauke, Beiträge zur Kenntniss der Pycniden. Nova acta Leop. Carol. 1876. — Derselbe, Zur Entwicklungsgesch. der Ascomyceten. Bot. Ztg. 1877. — Zopf, Die Gonidienfrüchte von Fumago. Nova acta Leop. Carol. 1879.

Perithecien. Es bleibt in diesen Fällen, falls die Rückbildung nicht überhaupt soweit gegangen ist, dass beim Entstehen der Sporenfrucht Archikarp und Antheridienzweig nicht mehr unterscheidbar sind, ungewiss, ob das Stroma nur eine besondere Form des Myceliums ist und in ihm selbst erst später Geschlechtsorgane entstehen, die ebenso viele Perithecien bilden, oder ob das Stroma in toto aus einem Befruchtungsakt (s. o.) des fadigen Myceliums hervorgeht und also auch als Frucht zu betrachten ist, die dann in zahlreichen Perithecien ihre Asci bildet; diese letztere Alternative ist die wahrscheinlichere, insofern bei Claviceps das Stroma selbst aus einem Sklerotium entspringt, welches wohl auch hier aus einem Sexualakt entsteht (vgl. indes die Sklerotien von Peziza).

Die ungeschlechtlichen Regenerationszellen oder Gonidien entspringen bei den Pyrenomyceten nicht bloß aus dem Mycelium, sondern auch und vorwiegend aus dem Stroma, oder (wie bei Penicillium) selbst aus der Peritheciumwand. Sie entstehen an längeren oder kürzeren Hyphenzweigen meist in großer Zahl, zuweilen größere und kleinere an einer Art. Es wurde schon erwähnt, dass die als Pycniden und Spermogonien bezeichneten Behälter, welche ebenfalls größere und kleinere Gonidien entleeren, sehr verschiedene Bedeutung haben, d. h. in dem einen Fall zu dem Pilze gehören auf welchem sie auftreten, im anderen parasitische Bildungen darstellen. Zwischen Gonidienträgern und Pycniden finden sich, wie Zopf gezeigt hat, bei Fumago Übergänge, und zugleich ist die Bildung der Pycniden hier deshalb lehrreich, weil sie zeigen, dass die Pycniden bei einer und derselben Species auf verschiedene Weise zu Stande kommen können, nämlich sowohl durch Gewebebildung als durch Hyphenverflechtung.

Als ein näher zu beschreibendes Beispiel wähle ich den Pilz, der das sog. Mutterkorn erzeugt: Claviceps purpurea[1]). Die Entwicklung desselben beginnt mit der Bildung eines fadigen Myceliums, welches auf der Oberfläche des noch zwischen den Spelzen eingeschlossenen Fruchtknotens der Gramineen, besonders des Roggens, sich ansiedelt, ihn mit dichtem Geflecht überzieht und zum Theil in sein Gewebe eindringt, wobei der Scheitel, oft auch andere Theile des Fruchtknotens, verschont bleiben. Der Fruchtknoten wird so von einem weichen, weißen Myceliumfilz, der die Form desselben ungefähr behält, ersetzt; nicht selten trägt er noch die Griffel am oberen Theil. Die Oberfläche des Pilzgewebes zeigt viele tiefe Furchen und bildet auf radial gestellten Basidien eine große Menge von Gonidien, welche in eine schleimige Substanz eingebettet zwischen den Spelzen hervorquellen. In diesem Zustand wurde der Pilz früher für eine eigene Gattung gehalten und S p h a c e l i a genannt. Die Gonidien können sofort keimen und sogar alsbald wieder Gonidien abschnüren, die ihrerseits nach Kühn in anderen Grasblüthen alsbald wieder eine Sphacelia erzeugen. Das Mycelium der Sphacelia bildet, wenn die Gonidienbildung ihre Höhe erreicht hat, am Grunde des Fruchtknotens ein dichtes Geflecht festerer Hyphen, welches zunächst noch von dem lockeren Gewebe der Sphacelia umgeben ist; es ist dies der Anfang des S k l e r o t i u m s, des sog. Mutterkorns; seine Oberfläche wird bald dunkelviolett und wächst zu einem oft Zolllänge erreichenden, hornförmigen Körper an. Unterdessen hört die Sphacelia zu wachsen auf, ihr Gewebe wird absterbend von dem Sklerotium unten zerrissen, von dessen Gipfel emporgehoben, wo es diesem wie eine hohe Kappe aufgesetzt ist, um später abzufallen. Das reife harte Sklerotium bleibt nun bis zum Herbst, meist aber bis zum kommenden Frühjahr in Ruhe; alsdann beginnt die Bildung der Fruchtkörper, wenn das Sklerotium in feuchtem Boden liegt (Fig. 67 *A*). Die Fruchtträger entstehen unter der Haut, indem sich an bestimmten Punkten aus den Markhyphen zahlreiche dichtgedrängte Zweige bilden; das Bündel durchbricht die Haut und wächst zu einem Fruchtträger (Stroma) heran, der aus einem langen Stiel und einem kugeligen Köpfchen besteht. In letzterem entstehen sehr zahlreiche flaschenförmige Perithecien (Fig. 67 *B*), die hier einer Wandung entbehren.

1) Tulasne, Ann. des scienc. nat. III. série, T. XX. p. 5. — Kühn, Mitth. des landw. Instituts in Halle I. 1863.

Jedes Perithecium wird von seinem Grunde her mit zahlreichen Sporenschläuchen erfüllt, in deren jedem mehrere dünne fadenförmige Sporen (Fig. 67 *D*) erzeugt werden. Diese Sporen schwellen in feuchter Luft stellenweise an und treiben an mehreren Punkten Keimschläuche. Gelangen sie in die jungen Blüthen des Roggens oder nahe verwandter Gräser, so entsteht in ihnen nach KÜHN die Sphacelia, womit der Entwicklungskreis geschlossen ist.

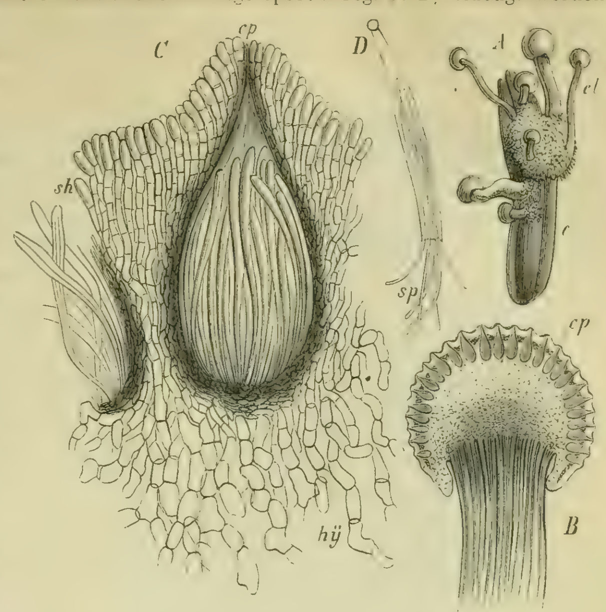


Fig. 67. Claviceps purpurea. *A* ein Fruchtträger *cl* bildendes Sklerotium (Mutterkorn); *B* oberer Theil eines Fruchtträgers im Längsschnitt, *cp* die Perithecien; *C* ein Pherithecium mit Umgebung stark vergrößert; bei *cp* seine Mündung; *hy* Hyphen des Hutes, *sh* Hautschicht des Hutes. *D* ein Ascus, zerrissen, die Sporen entlassend (nach TULASNE).

4) Discomyceten[1]). Um von der Bildung eines vollständigen Fruchtkörpers eine möglichst klare Vorstellung zu geben, wähle ich als nächstes Beispiel den von JANCZEWSKI beschriebenen Ascobulus furfuraceus aus der Abtheilung der Discomyceten. Fig. 68 stellt einen senkrechten Durchschnitt durch den ganzen Fruchtkörper dieses Pilzes noch im Zusammenhang mit einem Theil des Myceliums, und zwar schematisch vereinfacht und vervollständigt, dar. — Aus Zweigen des Myceliums *m* entsteht das Archikarp *c* und der Antheridiumzweig *l*. Jenes besteht aus einer Reihe weiter, aber kurzer Zellen und ist stark gekrümmt. Der Antheridienzweig legt sich mit seinen dünnen Zweigen an den vorderen Theil des Archikarps, die Zellen desselben dicht umschlingend, an. In Folge der Befruchtung wächst eine der mittleren Zellen des Archikarps (die man auch als Ascogon unterscheidet) stärker als die anderen, rundet sich kugelig und erzeugt durch Sprossung zahlreiche Fäden, aus denen später die Asci hervorgehen. Unterdessen aber ist aus den die Sexualorgane tragenden Hyphen ein das Archikarp ganz umhüllendes Fadenknäuel entstanden, welches den massiven und sterilen Theil

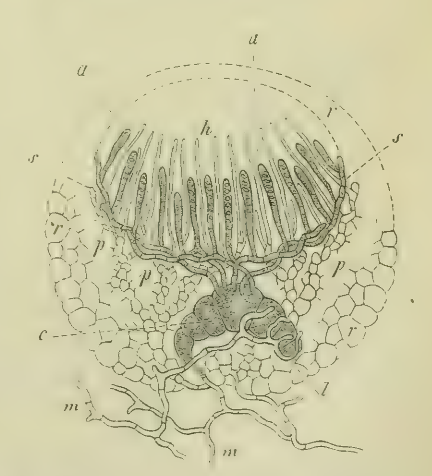


Fig. 68. Schematischer Durchschnitt des Fruchtkörpers von Ascobolus furfuraceus (nach JANCZEWSKI's Figuren entworfen): *m* Mycelium, *c* Archikarg, *l* Antheridienzweig, *s* ascogene Schläuche, *a* die Asci, *rp* das sterile Gewebe des Fruchtkörpers aus welchem die Paraphysen *h* entspringen.

1) DE BARY, Über die Fruchtentwicklung der Ascomyceten. Leipzig 1863 — DE BARY

des Fruchtkörpers darstellt, und dessen Hyphen ein Pseudoparenchym bilden; Fig. 68 zeigt bei *r* die Rinde, bei *pp* die innere Masse des letzteren mit schematischer Andeutung der sterilen Hyphen. — Die weiter wachsenden, ascogenen, aus dem Archikarp (Ascogon) entsprungenen Fäden nun legen sich innerhalb des Fruchtkörpers in eine Schicht *ss* (Subhymenialschicht) zusammen und senden dickere, keulig anschwellende Zweige *a* aufwärts: dies sind die Asci, in denen die Sporen entstehen. So entsteht ein Hymenium *sa*, welches dadurch noch vervollständigt wird, dass die sterilen Hyphen zahlreiche parallele Zweige zwischen den Ascis hinaufsenden, die sog. Paraphysen *h*, die also dem sterilen Theil der Pilzfrucht angehören. — Endlich öffnet sich die Rinde *r* am Scheitel, das Hymenium kommt frei an die Oberfläche zu liegen und breitet sich ähnlich wie in Fig. 69 *A* flach aus, um die Sporen aus den Schläuchen ins Freie zu entleeren.

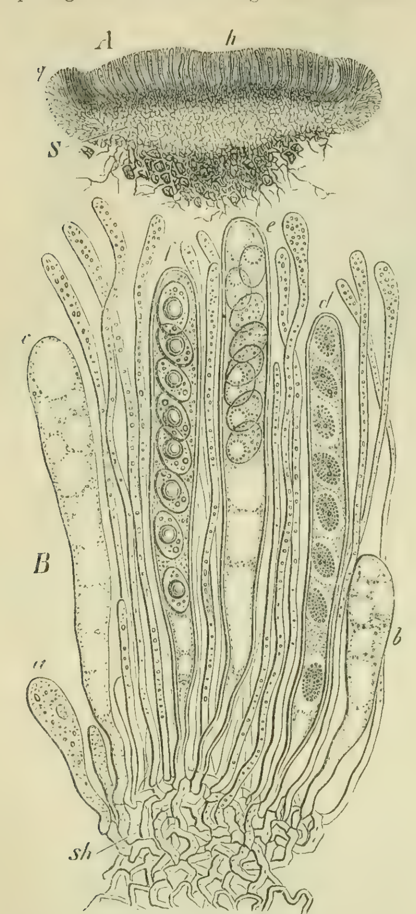


Fig. 69. Peziza convexula: *A* senkrechter Durchschnitt des ganzen Fruchtkörpers, etwa 20mal vergr.; *h* Hymenium, d. h. die Schicht, in welcher die sporenbildenden Schläuche liegen; *S* der sterile Gewebekörper der Frucht, der am Rande *q* das Hymenium napfartig umhüllt; an der Basis treten aus dem Gewebe *S* feine Fäden hervor, die zwischen Erdkörnchen hinwachsen. — *B* ein kleiner Theil des Hymeniums nach 550mal. Vergr.; *sh* subhymeniale Schicht dicht verflochtener Hyphen; *a*—*f* sporenbildende Schläuche, dazwischen dünnere Schläuche, die Paraphysen, in denen rothe Körnchen liegen.

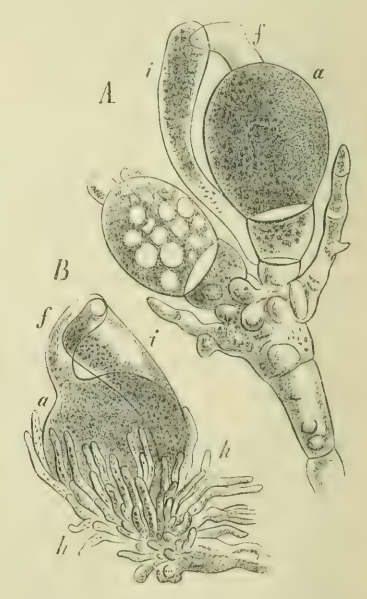


Fig. 70. Sexualapparat von Peziza confluens nach Tulasne (sehr stark vergr.); in *B* beginnt in Folge der Befruchtung die Hyphenbildung *h*, aus der sich der Fruchtkörper entwickelt.

Bei Peziza confluens, wo die Sexualität der Ascomyceten überhaupt zuerst von de Bary 1863 entdeckt wurde, verhält sich die Sache nach dessen und Tulasne's ergän-

und Woronin, Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Pilze. Frankfurt 1866. 2. Reihe (Abhandl. der Senckenberg'schen Gesellschaft). — Tulasne, Ann. des sc. nat. 1866. V. série. t. VI. p. 217. — Janczewski, Bot. Ztg. 1871. Nr. 18. — Brefeld, Botan. Untersuchungen über die Schimmelpilze. Heft 4.

zenden Beobachtungen folgendermaßen. Das Mycelium von Peziza confluens wächst auf der Erde; von seinen Hyphen erheben sich an einzelnen Stellen aufstrebende Äste, die sich mehrfach verzweigen; am Ende der Zweige bilden sich die Sexualorgane in größerer Zahl dicht beisammen, Rosetten bildend. Die Endglieder der stärkeren Zweige schwellen zu eiförmigen Blasen an (Fig. 70 *a*), die ihrerseits einen meist gekrümmten Fortsatz (*f*) treiben. Aus einer unter diesem Archikarp liegenden Gliederzelle desselben Zweiges wächst ein keulenförmiger Antheridienzweig hervor, dessen Gipfel sich mit dem erwähnten Fortsatz verbindet (*i*). Nachdem dies stattgefunden, sprossen aus dem Stammfaden, der diese Organe trägt, zahlreiche dünne Hyphen hervor (*h*), welche die Rosette der Sexualorgane umwachsen, sie in ein dichtes Geflecht einhüllen; dieses Geflecht stellt den Körper des Fruchtträgers dar, auf dessen Oberseite alsbald dicht gedrängte Hyphen sich erheben, um die Hymenialschicht zu bilden; schließlich stellt der Fruchtkörper einen Pezizenbecher dar, der ungefähr die Gestalt von Fig. 69 besitzt und in seinem Hymenium die Ascosporen erzeugt. — Ähnliches beobachtete Woronin an Peziza granulosa und scutellata. Hier erheben sich aus den Gliederzellen des Myceliums drei- bis mehrzellige Zweige, deren Endglied kugelig oder eiförmig anschwillt, ohne aber einen Fortsatz zu treiben; aus der darunter liegenden Gliederzelle entstehen zwei oder mehr dünnere Schläuche, die sich jener dicht anlegen, worauf dieser Sexualapparat von zahlreichen unter ihm hervorsprossenden Hyphen dicht eingehüllt wird; aus ihnen entwickelt sich der Fruchtbecher. Bei Ascobolus pulcherrimus besteht das Archikarp aus einem wurmförmigen Körper, den Tulasne Scolecit nennt; es ist dies ein Zweig des Myceliums, der aus einer Reihe kurzer Zellen besteht, welche viel breiter als die des Myceliums sind. Die benachbarten Fäden treiben kleine Antheridienzweige, deren terminale Zellen sich fest an den vorderen Theil des Scolecits legen; später wird er sammt diesem befruchtenden Organ von verzweigten Hyphen umsponnen, welche aus dem benachbarten Mycelium entspringen; es bildet sich so ein Knäuel, in dessen Mitte der Scolecit liegt, und welches endlich zum Fruchtbecher auswächst. — In allen diesen Fällen ist der Ursprung der ascogenen Fäden aus dem Archikarp noch nicht beobachtet, aber nach der Analogie mit dem vorigen und den folgenden Beispielen unzweifelhaft.

In der hier betrachteten Abtheilung der Discomyceten finden sich auch solche, deren Mycelium Gonidien bildet, und deren unreife Frucht ein ruhendes Sklerotium darstellt. In dieser Hinsicht ist besonders Peziza Fuckeliana von de Bary genauer beobachtet. Das Mycelium dieses Pilzes bewohnt im Herbst todte, feucht liegende Blätter der Weinrebe; aus ihm erheben sich aufrechte, einige Millimeter hohe, gegliederte Fäden, die sich oben mehrfach verzweigen und auf den Zweigen zahlreiche länglichrunde Gonidien erzeugen, welche sofort keimfähig sind und neue Mycelien bilden können; diese früher für einen selbstständigen Pilz gehaltene Entwicklungsform unserer Peziza, war unter dem Namen Botrytis cinerea bekannt. Später aber entstehen am Mycelium die Sklerotien, die nach Brefeld auf vegetativem Wege durch Mycelsprossung sich bilden. Diese Sklerotien erscheinen als verschieden geformte, 1/2 bis mehrere Mill. große Schwielen in dem vom Pilze bewohnten Blattgewebe und bleiben nach dessen Verwesung übrig; sie bestehen aus einem dichten Hyphengeflecht mit schwarzer Rinde. — Bald nach ihrer Entstehung auf feuchte Erde gelegt, entwickelt sich aus ihnen eine große Zahl von Gonidienträgern. Haben die Sklerotien dagegen eine mehrmonatliche Ruhe durchlebt, so treiben sie, ebenfalls auf feuchter Erde liegend, kleine, bis 1 Ctm. hohe, aus Gewebemasse bestehende, gestielte Becher, deren flache Höhlung ein Hymenium trägt, in welchem wie bei Fig. 69 Ascosporen gebildet werden; diese Fruchtform ist die Peziza Fuckeliana.

Anhangsweise sei hier noch bemerkt, dass neben mehreren anderen Gattungen mit kleinen Fruchtkörpern auch die Morcheln, Helvellen, Spatularien, Geoglossum hierher gehören, deren Fruchtkörper in Form gestielter Hüte oder Keulen u. s. w. sehr beträcht-

liche Größe erreichen, und deren Hymenium beträchtliche Flächen der Hüte, Keulen u. s. w. überziehen.

5) Die Tuberaceen[1]) besitzen unterirdische, knollenförmige Fruchtkörper. Ihr Mycelium breitet sich im Boden aus und lebt vielleicht parasitisch an Baumwurzeln, wie dies für die Gattung Elaphomyces[2]) durch Rees neuerdings festgestellt worden ist. Das Mycel dieses Pilzes schmarotzt in den äußeren Schichten von Kiefernwurzeln und veranlasst dieselben zu abnorm-dichotomer Verzweigung. — Gonidienbildung ist nicht bekannt, ebensowenig die Keimung der Ascosporen. Die knollenförmigen Ascusfruchtkörper sitzen entweder dem Mycel mit einer deutlichen Basalportion auf (Terfezia, Delastria) oder sind in der Jugend von demselben umhüllt (Tuber), während zur Reifezeit das Mycel verschwunden ist und der knollenförmige Fruchtkörper dann nackt und frei im Boden liegt. Die reifen Fruchtkörper besitzen eine als Peridie bezeichnete Rinde, welche eine meist mächtige, dichte, pseudoparenchymatische Gewebemasse darstellt. Die im Inneren des Fruchtkörpers gebildeten Sporen werden erst nach dessen Zerstörung (durch Verwitterung) frei. Es besteht das Innere des Fruchtkörpers aus vielfach gewundenen Kammern, die von den massigen Hymenialschichten bedeckt und durch sterile Partien getrennt sind. — Die Sporen entstehen im Ascus (auf noch nicht ganz aufgeklärte Weise) ungleichzeitig, in wechselnder Zahl, meist zu vieren, oft aber auch weniger. — Es fehlt übrigens nicht an Mittelformen zwischen den Discomyceten und den Tuberaceen.

6) Als zweifelhafte, resp. sehr rückgebildete Formen reihen sich den Ascomyceten noch einige Pilzabtheilungen an, bei denen die Sporen ebenfalls in einem Ascus gebildet werden, bei denen aber die Asci nicht in einem Fruchtkörper entstehen, sondern frei entspringende Myceläste darstellen. Hierher gehören Exoascus und die Hefepilze.

1) Exoascus[3]). Als Beispiel diene Exoascus Pruni, welcher auf Prunus domestica, insititia u. a. die als »Taschen«, »Narren« u. dgl. bezeichneten Deformationen der Früchte hervorruft. Das Mycel besteht aus einfachen, durch Querwände gegliederten Hyphen, die aus den Fruchttheilen und Zweigen in die junge Frucht hineinwachsen und hier zwischen den Zellen derselben sich verbreiten, bis sie die ganze Frucht durchwuchert haben; dieselben vergrößern sich in Folge der Vegetation des Pilzes abnorm, die normal zur saftigen Fruchtwand werdende Partie der Frucht schwillt an, während der innere Theil derselben (der sonst zum »Stein« wird) verkümmert, an ihrer Stelle besitzt die »Tasche« eine Höhlung. Zuletzt treiben die unter der Oberfläche verlaufenden Hyphenäste Zweige, die senkrecht zur Oberfläche verlaufen und die Cuticula in die Höhe heben. Jeder dieser Zweige streckt sich zu einem keulenförmigen Schlauch, der die Cuticula durchbricht, und nachdem er an seinem unteren Ende durch eine Querwand eine Stielzelle abgegliedert hat, zum Ascus wird. Im Ascus entstehen acht Sporen. Bei der Keimung treiben dieselben hefeartige Sprossungen. Die Art und Weise des Eindringens des Pilzes in gesunde Bäume ist bis jetzt nicht bekannt.

2) Die Hefepilze[4]) (im engeren Sinne) gehören der Gattung Saccharomyces an und

---

1) Tulasne, Fungi hypogaei. Paris 1851. — de Bary, Morphol. und Physiol. der Pilze. p. 90 ff. — Rees, Über den Parasitismus von Elaphomyces granulatus. Bot. Ztg. 1880. p. 730.

2) Die Beziehungen dieser Gattung zu Tuber, resp. ihre Zugehörigkeit zu den Tuberaceen sind noch der Aufklärung bedürftig.

3) de Bary, Exoascus Pruni und die Taschen oder Narren der Pflaumenbäume (Beiträge zur Morphol. und Physiol. der Pilze. I. In Abhandl. der Senckenberg'schen naturf. Ges. in Frankfurt a./M. V. Bd. 1864).

4) Naegeli bezeichnet als »Hefe« alle gährungs- und fäulnisserregenden Organismen, also auch die Spaltpilze, im Gegensatz gegen die unorganisirten Fermente (vgl.

sind dadurch ausgezeichnet, das sie in zuckerhaltigen Flüssigkeiten die Alkoholgährung erregen. Saccharomyces ist ein typisch einzelliger Pilz. Seine Zellen sind von rundlicher oder ovaler Form und bestehen aus einer dünnen Membran und einem Plasmakörper, welcher Vacuolen umschließt. Ein Zellkern ist in demselben nicht nachgewiesen. — Charakteristisch für die Hefezellen ist die Art, wie sie sich vermehren. Es geschieht dies durch Sprossung. In einer gährungsfähigen Lösung treibt jede Zelle an einer oder an mehreren Stellen ihres Umfanges eine kleine knopfförmige Ausstülpung, die sich vergrößert und dann durch Einschnürung und Auftreten einer Membran an ihrer Basis von der Mutterzelle abgrenzt. Sie trennt sich nun entweder sofort von derselben ab, oder bleibt noch längere Zeit mit derselben verbunden; wiederholt sich dies durch mehrere Tochterzellgenerationen hindurch, so kommen »Sprossketten« (Fig. 71 *d*) zu Stande. — Werden Hefezellen auf der Oberfläche zerschnittener Kartoffeln, Kohlrüben etc. kultivirt, so bilden sich einzelne Zellen zu »Ascis« um, in denen 2—4 Ascosporen entstehen. Dieselben sind sofort keimfähig und beginnen bei der Keimung sogleich die charakteristische Hefesprossung. Sie können ihre Keimfähigkeit aber auch längere Zeit hindurch bewahren. — Die Hefepilze können den freien Sauerstoff, den sonst nicht nur alle Pilze, sondern alle Pflanzen überhaupt zu ihrem Leben bedürfen, bei vorhandener hinreichender Gährthätigkeit und nur dann entbehren, in Nährlösungen, denen Zucker mangelt, können sie also ohne freien Sauerstoff nicht leben, wachsen dagegen in sauerstofflosen Nährlösungen, wenn dieselben Zucker enthalten. — Die Oxydation durch freien Sauerstoff begünstigt aber ihrerseits die Gährthätigkeit, und die Gährthätigkeit einer Zelle befördert unter allen Umständen ihr eigenes Wachsthum (vgl. NAEGELI a. a. O. p. 69 ff.). — Nicht zu verwechseln mit den ächten, der Gattung Saccharomyces angehörigen Hefepilzen sind die hefeartigen Sprossungen, die einige Mucorarten unter Umständen zeigen, so z. B. Mucor racemosus. Dieselben sind übrigens auch im Stande, in zuckerhaltigen Flüssigkeiten eine schwache Alkoholgährung hervorzubringen[1].

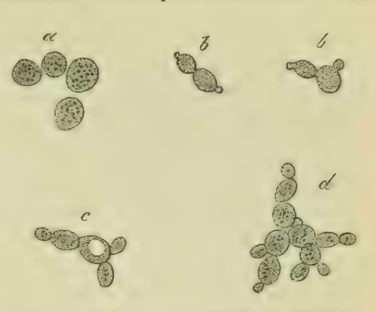


Fig. 71. Saccharomyces cerevisiae, *a* isolirte Zellen, *b*, *c*, *d* kleinere und größere Sprossverbände, deren Zellen sich durch Sprossung vermehren (nach DE BARY).

7) Die Flechten (Lichenen). Nach den Untersuchungen[2] SCHWENDENER's, denen sich die von BORNET, STAHL u. a. bestätigend und erweiternd anreihen, kann es keinem Zweifel mehr unterliegen, dass die Flechten ächte Pilze aus der Abtheilung der Ascomyceten, bei einigen Gattungen, Cora und Rhipidonema, aus der der Basidiomyceten s. u.) sind, die sich durch einen merkwürdigen Parasitismus auszeichnen. Ihre Nährpflanzen sind Algen, welche normal an feuchten Orten wachsen, übrigens aber sehr verschiedenen

---

NAEGELI, Theorie der Gährung. München 1879). — REES, Bot. Unters. über die Alkoholgährungspilze. Leipzig 1860. — Die umfangreiche Literatur über Gährung muss hier unberücksichtigt bleiben.

1) Vgl. BREFELD, Untersuchungen über Alkoholgährung in Verhandl. der phys.-medicin. Gesellsch. zu Würzburg 1874.

2) TULASNE, Mémoire pour servir à l'histoire organogr. et physiol. des lichens (Ann. d. scienc. nat. 3me sér. T. XVII). — SCHWENDENER, Untersuchungen über den Flechtenthallus (in NAEGELI's Beitr. zur wiss. Bot. 1860 und 1862). — SCHWENDENER, Laub- und Gallertflechten (NAEGELI's Beitr. zur wiss. Bot. 1868). — Derselbe, Flora 1872. Nr. 11—15 und Über die Algentypen der Flechtengonidien. Basel 1869. — BORNET, Récherches sur les gonidies des lichens. Ann. d. sc. nat. T. XVII. 1873. — STAHL, Beiträge zur Kenntniss der Flechten. Leipzig 1877 und 1878. — Weitere Literatur im Text citirt.

Gruppen selten den Conferven, häufig den Chroococcaceen und Nostocaceen, noch häufiger den Palmellaceen, zuweilen den Chroolepideen) angehören. — Die betreffenden Pilze (flechtenbildende Pilze) kommen nicht anders als parasitisch auf bestimmten Algenformen vor[1], während die Algenformen, welche von jenen befallen werden und in Vereinigung mit dem Pilz Gonidien heißen, auch sonst im freien Zustand ohne den Pilz bekannt sind. — Wenn die von dem Flechtenpilz befallene Alge eine Fadenalge ist, und das Hyphengewebe nur in geringer Massenentwicklung auftritt (wie bei Ephebe, Coenogonium), so tritt der wahre Sachverhalt ohne Weiteres klar hervor, und seit Flechten dieser Art genauer bekannt sind, tauchte auch der Verdacht auf, dass sie in der That nur von Pilzen bewohnte Algen seien. Auch bei den Collemaceen wurde man schon früher wiederholt auf die Identität ihrer Gonidien mit den Zellreihen der Nostocaceen aufmerksam; hier aber erfährt die ernährende Alge meist schon erhebliche Habitusveränderungen, wenigstens in ihren äußeren Gesammtumrissen, durch den Einfluss des in ihr schmarotzenden Pilzes, ähnlich wie Euphorbia Cyparissias durch das sie bewohnende Aecidium. Die Mehrzahl der Flechtenpilze aber sucht sich die Chroococcaceen und Palmellaceen, welche als Anflüge und Polster auf feuchtem Boden, an Baumrinden und Steinen wachsen, als Nährpflanzen aus, deren einzelne Zellen und Zellenfamilien von dem Pilzgewebe so umwachsen und durchwachsen werden, dass sie schließlich nur noch dem dichten Hyphengewebe eingestreut oder wie eine besondere Gewebeschicht (Gonidienschicht) in diesem erscheinen. Diese von ihrem Parasiten ganz umschlossenen Algen werden dann zwar nicht in ihrer Vegetation und Vermehrung gehindert, wohl aber treten andere Störungen ihrer Entwicklung ein; werden sie aber aus dem umschließenden Pilzgewebe befreit, so setzen sie ihre normale Entwicklung fort, und in mehreren Fällen wurde sogar Zoosporenbildung aus ihnen erzielt.

Wir betrachten einstweilen den Flechtenkörper als ein Ganzes, wie es sich der Beobachtung unmittelbar darbietet, wobei die ernährende Alge unter dem Namen Gonidium als ein Formelement des Thallus erscheint, um am Schluss auf die Algennatur derselben näher einzugehen. Der Thallus der Flechten entwickelt sich häufig in Form von Krusten, welche Steine und Borke überziehen oder sich zwischen den Lamellen des Periderms der Holzpflanzen einnisten und dann nur den Fruchtkörper über dessen Oberfläche zum Vorschein bringen. Diese sogenannten Krustenflechten sind ihrem Substrat wenigstens auf der Unterseite so an- und eingewachsen, dass sie von diesem nicht vollständig und ohne Beschädigung des Thallus abgelöst werden können (Fig. 72 *A*, *B*, *C*). Der krustenförmige Flechtenthallus geht durch verschiedene Mittelformen in den der Laubflechten über; der laubartige Thallus bildet flächenförmige, oft krause Ausbreitungen, die sich von ihrer Unterlage, Erde, Stein, Moos, Borke u. s. w., vollständig abheben lassen, da sie denselben nur durch einzelne Haftorgane, die Rhizinen (Wurzeln), stellenweise angewachsen sind. Der laubige Thallus erreicht nicht selten bedeutende Dimensionen, bei den großen Peltigera- und Sticta-Arten bis zu einem Fuß Durchmesser bei $^1/_2$ bis 1 mm Dicke, und nimmt dabei gern einen im Allgemeinen kreisförmigen Umriss an; am fortwachsenden Rande bildet er gerundete, eingebuchtete Lappen (Fig. 73 und Fig. 74 *B*). Eine dritte Form des Flechtenthallus, die mit der vorigen ebenfalls durch Übergänge verbunden ist, zeigen die Strauchflechten; sie sind dem Substrat nur an einer Stelle und mit schmaler Basis angewachsen und erheben sich von dort aus strauchartig, vielfach verzweigt. Die Thalluszweige sind entweder flach bandartig, dem Lappen mancher Laubflechten ähnlich, oder dünn cylindrisch (Fig. 75 *A*). Nicht sowohl ein Übergang vom laubigen zum strauchigen Thallus, als vielmehr eine Vereinigung beider findet sich bei Cladonia und Stereocaulon, wo zuerst eine laubartige Ausbreitung (von geringer Größe) gebildet wird, aus welcher sich alsdann der becherförmige oder strauchartig verzweigte Thallus erhebt.

---

1) Vgl. übrigens das unten über Arthonia Gesagte.

Der Flechtenthallus kann bis zur Pulverisirbarkeit austrocknen, ohne seine Lebensfähigkeit zu verlieren; mit Wasser durchtränkt hat er dann meist eine lederartige Consistenz, ist zähe und elastisch biegsam; eine große Zahl auch sonst ausgezeichneter

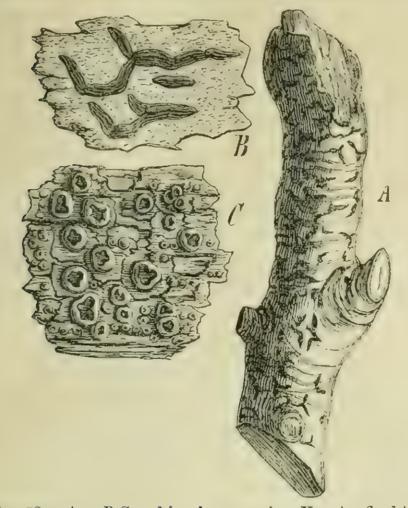


Fig. 72. *A* u. *B* Graphis elegans, eine Krustenflechte auf der Rinde von Ilex Aquifolium, *A* natürl. Größe, *B* wenig vergrößert. — *C* eine andere Krustenflechte: Pertusaria Wulfeni (wenig vergr.).

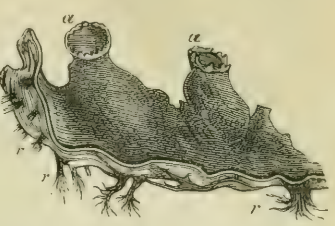


Fig. 73. Ein Stück des laubartigen Thallus von Peltigera horizontalis; *a* die Apothecien; *r* die Rhizinen (natürl. Gr.).



Fig. 74. Eine Gallertflechte: Collema pulposum (wenig vergr.).

Gattungen ist aber im wasserdurchtränkten Zustande schlüpfrig, gallertartig; diese sog. Gallertflechten bilden polsterartige Massen mit gyröser Oberfläche und nähern sich in

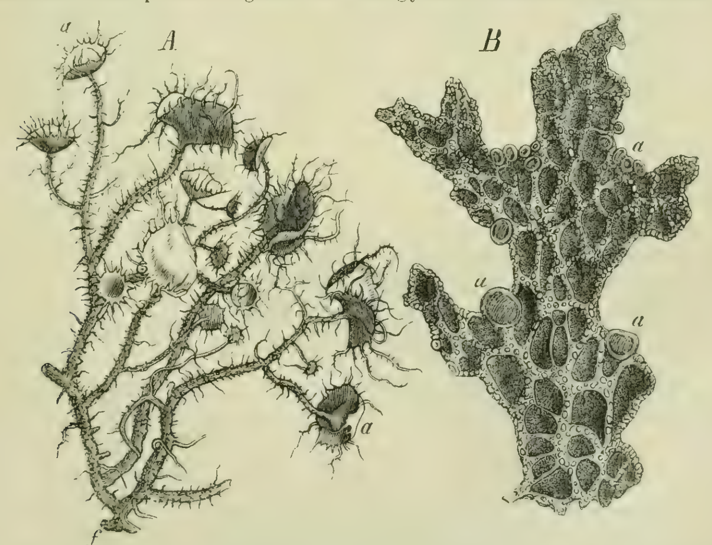


Fig. 75. *A* Usnea barbata, eine Strauchflechte (natürl. Gr.), *B* Thallusstück von Sticta pulmonacea, einer Laubflechte (natürl. Gr.), von der Unterseite gesehen; *a* Apothecien; *f* die Haftscheibe von *A* womit diese Flechte auf der Rinde eines Baumes angewachsen ist.

ihrem Wachsthum bald mehr den Strauch-, bald mehr den Laubflechten; eine der typischen Formen zeigt Collema (Fig. 74).

Die Lagerung der Gonidien und Hyphen in einem Thallus kann der Art sein, dass beiderlei Elementargebilde ungefähr gleichmäßig gemengt erscheinen (wie in Fig. 77); man nennt den Thallus in diesem Fall homöomerisch; oder die Gonidien sind in eine Schicht zusammengedrängt (wie Fig. 76), wodurch zugleich das Hyphengewebe je nach Umständen in eine äußere und innere oder in eine obere und untere Schicht eingetheilt wird; das Thallusgewebe ist alsdann geschichtet, und solche Flechten werden als heteromere bezeichnet (Fig. 76 u. 79).

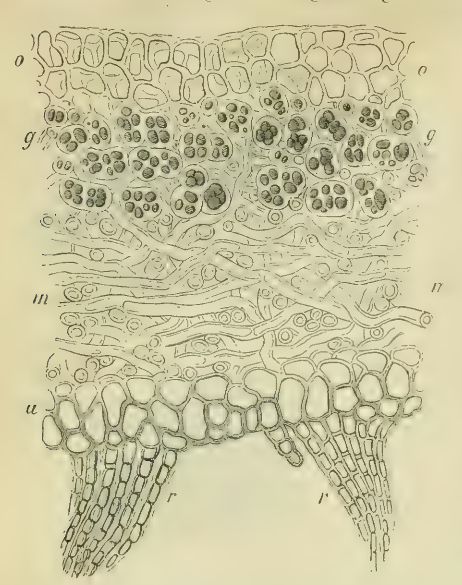


Fig. 76. Sticta fuliginosa, Querschnitt durch den laubartigen Thallus (500); *o* Rindenschicht (Hautschicht) der Oberseite, *u* die der Unterseite, *r r* Rhizinen oder Haftfasern, die der Hautschicht entspringen; *m* die Markschicht, deren Fäden theils im Längs-, theils im Querschnitt zu sehen sind; auch die obere und untere Rindenschicht besteht aus Hyphen, die aber viel weitere Lumina haben, kurz gegliedert und interstitienlos verbunden sind, sie bilden ein Pseudoparenchym; *g* die Gonidien, die spangrünen Protoplasmakörper derselben sind dunkel schattirt; jede Gallerthülle umschließt mehrere durch Theilung entstandene Gonidien.

Die Art des Wachsthums, die Verzweigung und äußere Gliederung des Flechtenthallus kann entweder von den Gonidien bestimmt werden, so dass die Hyphen nur in secundärer Weise am Aufbau des Körpers sich betheiligen, oder aber die Hyphen bestimmen die Form und die Art des Wachsthums, während die Gonidien nur secundär an der Gewebebildung theilnehmen. Das Erste kommt nur bei wenigen Flechten vor, die andere Art des Wachsthums ist die gewöhnliche, die der typischen Flechten, zumal der heteromeren. Bei manchen homöomeren Gallertflechten (wie Fig. 77) scheint es zweifelhaft, ob die Änderung der äußeren Umrisse mehr von den Gonidien oder mehr von den Hyphen ausgeht. — Dieses morphologisch und physiologisch wichtige Verhältniss wird durch Betrachtung der Fig. 78 und 79 hinreichend klar werden. Fig. 78 zeigt den optischen Längsschnitt eines Astes von Ephebe pubescens; die großen Gonidien sind dunkel gehalten, die sehr feinen Hyphen mit *h* bezeichnet. Der Ast wächst an der Spitze fort durch Längenwachsthum und dementsprechende Quertheilung eines Gonidiums *sg*, welches hier die Scheitelzelle des Astes darstellt; die von dem Scheitelgonidium erzeugten Gliederzellen theilen sich später der Längsaxe des Astes parallel, noch später treten Theilungen nach verschiedenen Richtungen ein, es entstehen so Gruppen von Gonidien in ziemlich bedeutender Entfernung vom Scheitel des Astes.

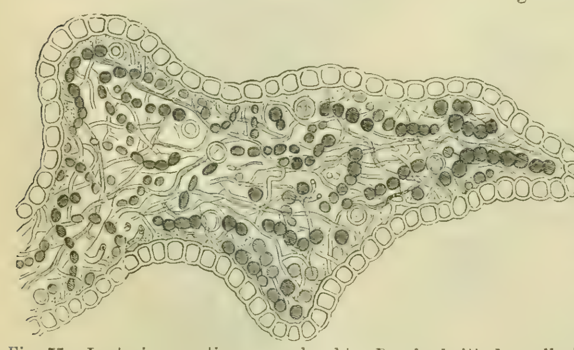


Fig. 77. Leptogium scotinum, senkrechter Durchschnitt des gallertartigen Thallus (550); eine Hautschicht umkleidet das innere Gewebe, welches der Hauptmasse nach aus form- und farbloser Gallerte besteht, in welcher die gewundenen Gonidienschnüre liegen, einzelne größere Zellen derselben (die Grenzzellen) sind hell, dazwischen verlaufen die dünnen Hyphen.

Die dünnen Hyphen reichen bei unserer Abbildung bis an die Scheitelzelle, in anderen Fällen hören sie schon weit unterhalb des Scheitelgonidiums auf; auch sind es nur wenige einzelne Fäden, welche dem Längenwachsthum des Astes folgen, indem sie innerhalb der Gallerthülle, die offenbar von den Gonidien erzeugt wird, fortwachsen; erst ziemlich weit hinter dem Scheitel des Astes treiben die Hyphen Seitenzweige, welche zwischen die Gonidien und Gonidiengruppen eindringen, indem sie die verschwommene gallertartige Zellhautmasse derselben durchwachsen. So wird also die ganze Form des Astes, sein Längen- und Dickenwachsthum von den Gonidien bestimmt; die Hyphen bewirken bei

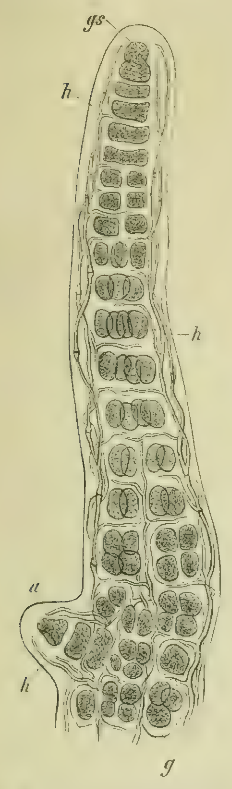


Fig. 78. Ein Zweig des Thallus von Ephebe pubescens (550); vergl. d. Text.

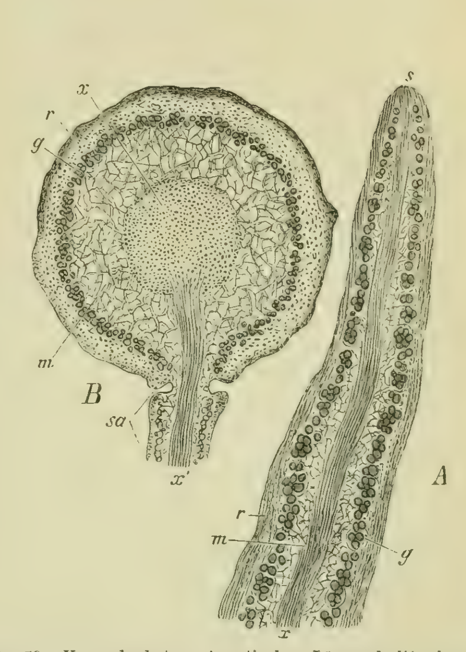


Fig. 79. Usnea barbata. *A* optischer Längsschnitt eines in Kalilösung erweichten dünnen Zweiges; *B* Querschnitt eines älteren Thallusstammes mit dem Basalstück eines Adventiv- (oder Soredial-) Astes *sa* (300); *s* Scheitel des Astes, *r* die Rinde, *x* der axile Markstrang, *m* das lockere Markgeflecht, *g* die Gonidienschicht.

ihrer geringen Zahl und Feinheit kaum irgend eine wesentliche Änderung sowohl in den äußeren Umrissen als in der inneren Struktur des Astes. Auch bei der Anlage der seitlichen Thalluszweige von Ephebe pubescens tritt dies deutlich hervor; eines der äußeren Gonidien verlängert sich quer zur Axe des Astes und wird zur Scheitelzelle des Thalluszweiges, indem es durch Quertheilungen Gliederzellen erzeugt, wie bei *a* in Fig. 78 zu sehen ist; Zweige der dort verlaufenden Hyphen wenden sich nach derselben Richtung und verhalten sich bezüglich der neuen Scheitelzelle so, wie es oben von der des Hauptastes angegeben wurde. — Ähnlich wie Ephebe pubescens bildet auch Usnea barbata (eine Strauchflechte) einen vielfach verzweigten strauchartigen Thallus; die Thalluszweige verlängern sich auch hier durch Scheitelwachsthum (vgl. Fig. 79 *A*); dieses wird aber nicht wie bei Ephebe durch die Gonidien, überhaupt nicht durch eine einzige Zelle vermittelt,

sondern die beinahe parallel verlaufenden, am Scheitel zusammenneigenden Hyphen des Astendes verlängern sich, jede für sich, durch Scheitelwachsthum ihres Endgliedes und bewirken so gemeinschaftlich das Längenwachsthum am Scheitel des Thallusastes, dem weiter rückwärts ein intercalares Wachsthum durch intercalare Verlängerung und durch Einschiebung von Hyphenzweigen nach verschiedenen Richtungen folgt. Die Hyphen liegen so dicht beisammen, dass sie eine compakte, interstitienfreie Masse bilden; erst weiter rückwärts vom Astscheitel differenzirt sich das Hyphengewebe in eine sehr dichte Rinde allseitig verwebter Fasern, einen axilen Strang längsläufiger, dicht gedrängter Fäden und eine lockere, mit luftführenden Interstitien versehene Schicht (das Mark). Da, wo hinter dem Scheitel diese Differenzirung des Hyphengewebes beginnt, endigt auch die Gonidienschicht; diese besteht aus kleinen, rundlichen, grünen Zellen, die, ihrer Vermehrung durch Theilung entsprechend, kleinere Gruppen bilden; diese Gruppen selbst aber liegen in einer mantelförmigen Schicht, zwischen Mark und Rinde (vgl. den Querschnitt *B*). Hinter dem fortwachsenden Scheitel des Thallusastes liegen nur einzelne Gonidien, durch deren Theilung die Gonidienschicht später zellenreicher wird. — Es ist nun ersichtlich, dass bei Usnea barbata das Längenwachsthum, das Dickenwachsthum und die innere Differenzirung des Gewebes ganz auf Rechnung der Hyphen zu setzen ist, dass die Gonidien wie eine fremdartige Beimengung in dem Hyphengewebe sich verhalten. Dem entsprechend geht auch die Bildung neuer Zweige von den Hyphen und nicht von den Gonidien aus. Die Verzweigung kann dichotomisch sein; in diesem Falle neigen sich die Scheitelzellen der Hyphen zweien neben einander liegenden Punkten zu und wachsen dann in entsprechenden Richtungen fort, so dass die beiden gleichen Gabeläste einen spitzen Winkel bilden; Adventiväste entstehen seitlich hinter dem Thallusende, indem die Rindenfasern einen neuen Scheitel bilden und auswärts fortwachsen; hinter dem Scheitel des Astes finden sich auch die Gonidien ein; die Basis des Astes sendet Markfasern und einen axilen Strang in den Mutterast, so dass die homologen Gewebeformen beider sich verbinden. — Das Wachsthum der Usnea kann, abgesehen von Nebendingen, verglichen werden mit dem des sog. Stromas des Xylarien: die Gonidien treten hier als ein dem Gestaltungsprozess des Ganzen untergeordnetes Element auf; und ein noch näher liegendes Analogon unter den Pilzen bieten, wie Brefeld bereits hervorgehoben hat, die unten bei Schilderung der Basidiomyceten zu beschreibenden Rhizomorphenstränge. — Bei manchen Krustenflechten bildet der Thallus überhaupt keine bestimmten Umrisse, es kommt zu keiner äußeren Gliederung im bisherigen Sinne; der Thallus erscheint als ein ziemlich unregelmäßiges Convolut von Gonidienhaufen und dazwischen hinwachsenden Hyphen. Bei anderen Krustenflechten (wie Sporastatia morio, Rhizocarpon subconcentricum, Aspicilia calcarea) bildet der Thallus gelappte Scheiben, die am Rande centrifugal fortwachsend sich ausbreiten; der fortwachsende Rand besteht ganz allein aus Hyphengewebe, in welchem erst weiter einwärts (näher dem Centrum) an einzelnen isolirten Stellen Gonidienhaufen auftreten, die sich nach und nach verbreitern; im Umfang dieser mit Gonidien versehenen Stellen wird das Rindengewebe eingekerbt; es entstehen somit auf einem faserigen Substrat (dem sog. Hypothallus) isolirte schuppenförmige Stücke eines ächten Flechtenthallus (vgl. Schwendener in Flora, 1865, Nr. 26).

Eigenthümliche Verhältnisse zeigen einige rindenbewohnende Flechten (namentlich Graphideen), die Frank[1]) in neuerer Zeit untersucht hat. Dieselben durchlaufen zwei Lebensstadien: »ein gonidienloses, rein aus Hyphen bestehendes und ein typisch lichenisches, aus Hyphen und Gonidien bestehendes«. In dem ersten Stadium bilden die Hyphen von Arthonia vulgaris und Graphis scripta innerhalb der äußersten Korkschicht

1) Frank, Über die biologischen Verhältnisse des Thallus einiger Krustenflechten. Cohn's Beitr. zur Biologie der Pflanzen. II. p. 213.

des Periderms (der Bäume, das sie bewohnen) ein zusammenhängendes ziemlich dichtes Geflecht überaus dünner Hyphen, welche die Zellen dieses Gewebes nach allen Richtungen regellos, gleich wie ein homogenes Substrat, durchwuchern und gewisse Veränderungen im Aussehen des Periderms hervorbringen. Dieses Lager breitet sich centrifugal aus und stellt späterhin die Randzone des Thallus dar. Dieser kommt zu Stande, indem die der Algengattung Chroolepus (einer mit Cladophora nächst verwandten Fadenalge, deren Zellen durch rothes Öl meist roth gefärbt sind) angehörigen Gonidien in das Hyphengeflecht einwandern. Eine Fruktifikation bildet sich erst nach der Einwanderung der Gonidien. Übrigens verhalten sich nicht alle im Rindengewebe lebenden (von Frank als hypophloeodisch bezeichneten) Flechten so. Lecanora pallida dringt mit den ersten Gonidien, die von den Hyphen befallen werden, in die Rinde ein und gewinnt ihre weiteren Gonidien nur durch Vermehrung der ursprünglichen. — Es kommen in der oben erwähnten Gattung Arthonia auch gonidienlose Arten vor: während A. vulgaris Gonidien besitzt, ist A. punctiformis gonidienlos, also ein ächter Pilz.

Dass die Flechten nichts anderes sind, als Ascomyceten die mit Algen vergemeinschaftet leben, ist nach den oben mitgetheilten Thatsachen ganz sicher festgestellt. Ein interessantes Beispiel für das Zustandekommen des Flechtenthallus bietet das von Stahl beschriebene Verhalten der Hymenialgonidien. So heißen kleine von den Thallusgonidien abstammende Gonidien, die sich in den Perithecien z. B. von Endocarpon pusillum in den Zwischenräumen der Asci sowie in der im Perithecienhohlraum vorhandenen Gallerte — dem Quellungsprodukt der Membranen entleerter Asci — finden. Die Gonidien von Endocarpon gehören der Algengattung Pleurococcus an. Die Hymenialgonidien unterscheiden sich namentlich durch ihre geringe Größe auffallend von den Thallusgonidien. Die Sporen werden aus dem Perithecium zugleich mit den Hymenialgonidien entleert und sind von einem dicht anliegenden Hofe derselben umgeben. Die auf Glas etc. aufgefangenen Sporen keimem sofort nach ihrer Austreuung, die Keimschläuche legen sich an die Gonidien an. Nun gehen in denselben auffallende Änderungen vor sich. Die Gonidien werden nämlich bedeutend größer und erhalten reichlicheren Chlorophyllgehalt, beides in Folge der Einwirkung des Pilzes. Andere Keimschläuche desselben dringen als die ersten »Rhizinen« in den Boden ein. In dem jungen so entstandenen Flechtenthallus kommt die Sonderung in die verschiedenen Schichten desselben nur allmählich zu Stande, anfangs ist der oberirdische Theil des Thallus nur ein fast interstitienloses Gemenge von Gonidien und Hyphen. Vegetiren die Hymenialgonidien frei, so bleiben sie bedeutend kleiner und zeigen eine Vermehrung durch Theilungen, deren Richtung von der der Thallusgonidien abweicht und mit den als Stichococcus bezeichneten Algenzellen übereinstimmt, bei größeren frei vegetirenden Gonidien dagegen findet in dieser Beziehung Übereinstimmung mit den Thallusgonidien (Pleurococcusform) statt. Merkwürdigerweise werden die Hymenialgonidien von den Sporen einer kleinen mit Endocarpon pusillum zusammen vorkommenden Flechte, Thelidium minutulum, benützt, um sie zur Bildung eines Thallus dieser Flechte zu verwenden: ein Flechtenascomycet baut also hier seinen Thallus mit den von einem andern gelieferten Gonidien auf. Der gonidienführende Theil des Thallus von Thelidium ist ein sehr reducirter, er bildet gleichsam nur ein Anhängsel des übrigen im Substrat verlaufenden Myceliums, an welchem die Perithecien entstehen. Die früher von Rees, Treub und Bornet angestellten Versuche, in welchen Flechtensporen mit den ihren Gonidien entsprechenden Algen in Verbindung gebracht wurden, hatten zwar ergeben, dass die Algen vom Pilze umsponnen wurden, allein zur Bildung eines vollständigen Thallus, wie in den Stahl'schen Versuchen, kam es nicht. Zugleich tritt durch dieselben der Einfluss des Ascomyceten auf die Gonidien sehr deutlich hervor.

Die Sporenbildung der Flechten findet in Fruchtkörpern statt, die als Apothecien bezeichnet werden; sie gleichen den Fruchtkörpern der Discomyceten oder in

anderen Fällen denen mancher Pyrenomyceten; sie entstehen im Innern des Thallusgewebes und treten erst später über dessen Oberfläche hervor, um ihre Hymenialschicht entweder frei und flach auszubreiten (gymnokarpe Flechten), oder doch durch eine Öffnung die Sporen nach außen zu entlassen (angiokarpe Flechten). — Bei allen Flechten ohne Ausnahme werden die erste Anlage des Apotheciums und alle wesentlichen Theile desselben ausschließlich von dem Hyphengewebe erzeugt; es ist allein der Pilz, der die Fruktifikation bildet; die ernährenden Algen, d. h. die Gonidien, betheiligen sich dabei gar nicht oder nur in ganz secundärer Weise, insofern das Thallusgewebe sammt seinen Gonidien das Apothecium wallartig umwächst, es gewissermaßen einhüllt (wie bei Fig. 80) oder unterhalb des Apotheciums wuchert und dieses wie auf einem Stiele über den umgebenden Thallus emporhebt. — Die endogene Entstehung des Apotheciums findet nur bei Coenogonium und ähnlichen Formen eine Ausnahme, wo eine solche überhaupt nicht möglich ist, weil die Hyphen nur eine sehr dünne Schicht um die als Gonidienkörper fungirende Fadenalge bilden; gerade diese Formen zeigen, wie aus SCHWENDENER's Untersuchungen bekannt, besonders deutlich, dass der Fruchtkörper der Flechten ausschließlich dem Hyphengewebe angehört.

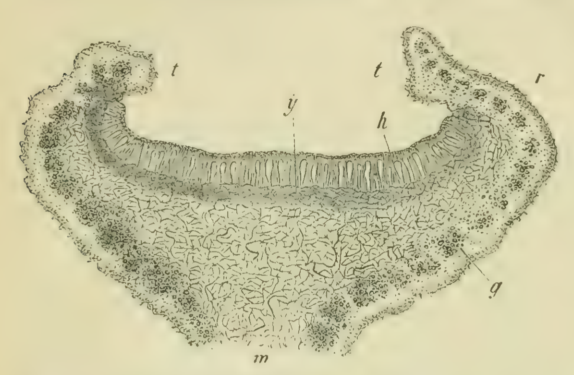


Fig. 80. Senkrechter Durchschnitt des gymnokarpen Apotheciums von Anaptychia ciliaris, etwa 50mal vergr. *h* das Hymenium *y* Subhymenialschicht (und Excipulum); alles Übrige gehört zum Thallus, dessen Markschicht *m*, Rinde *r*, Gonidien *g*; bei *tt* bildet der Thallus einen napfartigen Rand um das Apothecium.

Die Apothecien der in dieser Beziehung genauer bekannten Flechten entstehen in Folge eines Sexualaktes, der viel Übereinstimmendes mit dem der Florideen hat. Es finden sich wie dort Spermatien, die mit einem Trichogyne kopuliren, ein mehrzelliger Leitungsschlauch vermittelt die befruchtende Einwirkung, in Folge welcher die Asci aus dem dritten Theile des weiblichen Befruchtungsorganes hervorsprossen.

Die Spermatien werden in besondern Behältern, den Spermogonien gebildet. Es sind Höhlungen im Thallus, welche kugelig, flaschenförmig oder hin und hergewunden und mit Sterigmen dicht ausgekleidet und fast angefüllt sind. Von diesen Sterigmen werden die Spermatien in sehr großer Zahl abgeschnürt und durch eine feine Öffnung des Spermogoniums entleert.

Die Entwicklung des Apotheciums soll im Folgenden an der Gallertflechte Collema mikrophyllum des näheren verfolgt werden[1]. Die reife Sporenfrucht ist vom Thallus umrandet (besitzt also ein »excipulum«). Sie besteht aus einem festen Gehäuse und einem lockeren Inhalt. Die jüngsten Stadien eines Apotheciums werden gebildet durch ein ganz dem der Florideen entsprechendes Prokarp. Dasselbe entspringt als starker Seitenzweig an einer Thallushyphe. Der basale, korkzieherartig gewundene Theil setzt sich in einen langen Strang fort, welcher die Thallusoberfläche erreicht und außerhalb derselben mit einer kurzen Spitze endigt. Der schraubig eingerollte Theil des Karpogons ist das A s c o g o n (Archikarp), der dasselbe fortsetzende mehrzellige Faden das Trichogyn resp. der Trichophorapparat (vgl. die Florideen).

Das Ascogon besitzt meist $2^1/_2$ — 3 Windungen und besteht aus einer größeren Anzahl von (durchschnittlich zwölf) Zellen. Die Zahl der Zellen des Trichogyns wechselt

---

1) S. STAHL, Beiträge I. Heft.

nach der Länge desselben. Es durchbricht die Thallusoberfläche und endigt oberhalb derselben mit einem kurzen Fortsatze. Nur an der Lichtseite des Thallus treten die Trichogyne hervor.

Durch Wasseraufnahme werden die Spermogonien entleert, die Spermatien wurden auf der Thallusoberfläche durch die Wassertropfen verbreitet und kommen so in Berührung mit der klebrigen Oberfläche des Trichogynfortsatzes. Sie gehen mit demselben eine Kopulation ein, die aber wegen der Kleinheit der Objekte sehr schwierig nachzu-

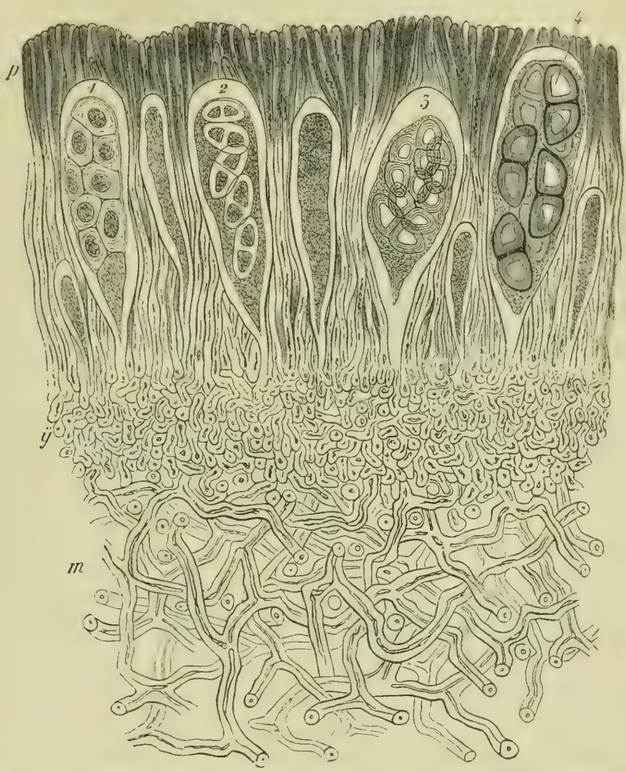


Fig. 81. Anaptychia ciliaris, ein kleiner Theil des Apotheciums im senkrechten Durchschnitt (550); *m* die Markschicht des Thallus; *y* das Hypothecium (sammt der Subhymenialschicht); *p* die Paraphysen des Hymeniums, deren obere Enden gebräunt sind; dazwischen die Asci in verschiedenen Entwicklungsgraden; bei 1 die jungen noch nicht septirten Sporen, 2—4 weitere Entwicklung der Sporen; das Protoplasma, in welches diese eingelagert sind, ist durch Eintrocknung der Flechte vor der Präparation zusammengezogen.

weisen ist. Das Ascogon wird von einem Knäuel der umgebenden Thallushyphen eingehüllt, und zugleich vergrößern sich seine Zellen und vermehren sich durch interkalares Wachsthum. Die Asci gehen nun als Seitenzweige aus dem Ascogon (Archikarp) hervor, während die übrigen Bestandtheile des Apotheciums ihre Entstehung einem Vegetationsprozess verdanken, welcher an den dem Ascogon zunächst stehenden Hyphen stattfindet. Das junge Apothecium zeigt also folgende drei Elemente: 1) die ascogenen Fäden, 2) das Paraphysengewebe, bestehend aus einem System parallel verlaufender, zur Thallusoberfläche senkrechter, quergegliederter Hyphen, welches eingeschlossen ist 3) von dem pseudoparenchymatischen Gehäuse (dem »excipulum proprium«). Die Fig. 81 zeigt den Durchschnitt durch das Apothecium einer andern Flechte, Anaptychia ciliaris, die Be-

standtheile desselben ergeben sich aus der Figurenerklärung. — Auch das Trichogyn erleidet in Folge der Befruchtung charakteristische Veränderungen. Im Gegensatze zu den angeschwollenen Ascogonzellen vermindern die des Trichogyns einen Theil ihres ursprünglichen Volumens, der ganze Strang ist von einem gleichmäßig dicken zu einem knotigen geworden. Die Querwände des Trichogynfadens schwellen zu dicken, stark lichtbrechenden Knoten an. Der protoplasmatische Inhalt der Trichogynzellen aber ist gebräunt. Ganz analoge Fortpflanzungsverhältnisse finden sich bei andern Collemaceen. Bei Physma compactum findet sich die Eigenthümlichkeit, dass die Apothecien sich in den Gehäusen der Spermogonien bilden. Aus der Basis des Behälters der letzteren wachsen Hyphenfäden zu Prokarpien aus. Diese Form lässt sich also als eine zwittrige bezeichnen, da Spermatien und Karpogone aus gemeinschaftlichen Hyphencomplexen hervorgehen. Das Gehäuse des Apotheciums bildet sich hier nicht wie bei Collema in Folge der Befruchtung, sondern ist schon vor derselben als Spermogoniengehäuse vorhanden.

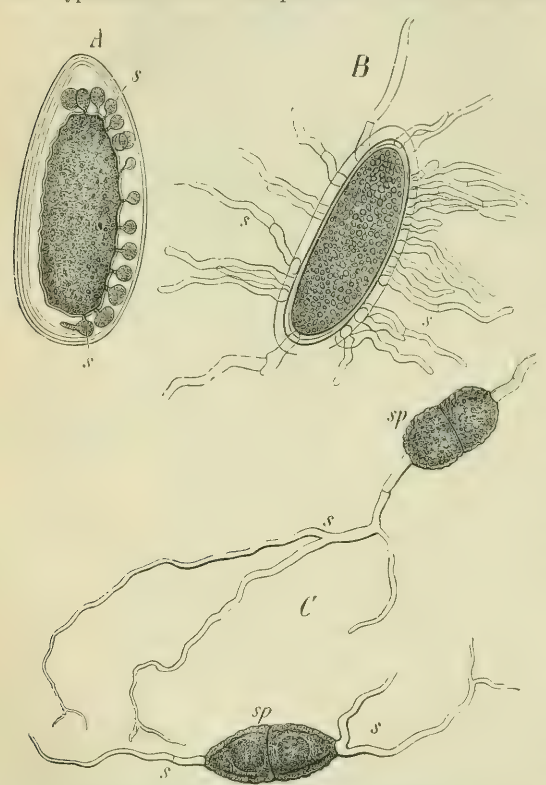


Fig. 82. Keimende Flechtensporen. *A* von Pertusaria communis, optischer Längsschnitt nach 34stündigem Liegen in Glycerin, *s* die Anfänge der Keimschläuche. — *B* Pertusaria lejoplaca, Spore mit zahlreichen Keimschläuchen (390) nach de Bary. — *C* keimende septirte Sporen von Solorina saccata (nach Tulasne).

Die keulenförmigen Sporenschläuche der Flechten gleichen in jedem wesentlichen Punkt denen der Pyreno- und Discomyceten; ihre Wandung ist oft sehr dick und quellungsfähig; die Sporen (Fig. 82) entstehen wie dort durch freie Zellbildung, wobei ein oft bedeutender Theil des Protoplasmas unverbraucht bleibt. Die normale Zahl der Sporen ist 8, indessen zuweilen nur 1—2 (bei Umbilicaria, Megalospora), 2—3 oder 4—6 bei mehreren Pertusarien; in die Hunderte geht ihre Zahl in einem Schlauch bei Bactrospora, Acarospora, Sarcogyne. — Der Bau der Sporen ist sehr mannigfaltig, dem der Ascomyceten im Allgemeinen gleich; sehr häufig sind sie, gleich denen vieler Pyrenomyceten, septirt, mehrzellig; das Epispor meist glatt und oft verschieden gefärbt.

Die Sporen werden bei eintretender Durchfeuchtung des Hymeniums entleert; sie sind in der den Schlauch erfüllenden Flüssigkeit suspendirt und werden mit dieser durch den aufreißenden Scheitel des Ascus hinausgeschleudert, was wahrscheinlich durch den Druck der aufquellenden Paraphysen und der quellungsfähigen Haut des Schlauches selbst bewirkt wird.

Die Keimung der Flechtensporen besteht in dem Austreiben eines Hyphenschlauches aus dem Endosporium jeder Sporenzelle; die Hyphe verästelt sich und kriecht auf

dem feuchten Substrat hin. — Abweichend von allen übrigen ist die Keimung der sehr großen Sporen einiger Gattungen: Megalospora, Ochrolechia und Pertusaria. Sie sind einfach, unseptirt, mit Öltropfen dicht erfüllt (Fig. 82 *A*, *B*). Jede Spore treibt beim Keimen zahlreiche, bis 100 Keimschläuche, aus verschiedenen Theilen ihres Umfangs hervor. Die Bildung des einzelnen Schlauchs beginnt mit dem Auftreten einer von innen nach außen sich erweiternden Höhlung im Endosporium, die sich mit einer sehr zarten Haut umgiebt und nach außen schlauchförmig auswächst (Fig. 82 *A*, *B*).

Neben den Sporen besitzen die meisten Flechten Organe einer sehr ausgiebigen Vermehrung in den Soredien; so nennt man nämlich einzelne Gonidienzellen oder Gonidiengruppen, welche, von Hyphen umsponnen, aus dem Thallus ausgestoßen werden und im Stande sind, ohne Weiteres zu einem neuen Flechtenthallus auszuwachsen. Die Soredien treten bei den nicht gallertartigen Flechten als ein feines Pulver aus dem Thallus hervor, zuweilen dicke Polster oder Wülste bildend (Usnea, Ramalina, Evernia, Physcia, Parmelia, Pertusaria u. a.). Im heteromeren Thallus entstehen die Soredien in der Gonidienschicht, indem einzelne, oft zahlreiche Gonidien von Hyphenzweigen umsponnen werden, die sich ihnen dicht anschmiegend eine Faserhülle bilden; die Gonidien theilen sich wiederholt, und jede Theilzelle wird von Neuem umsponnen; indem

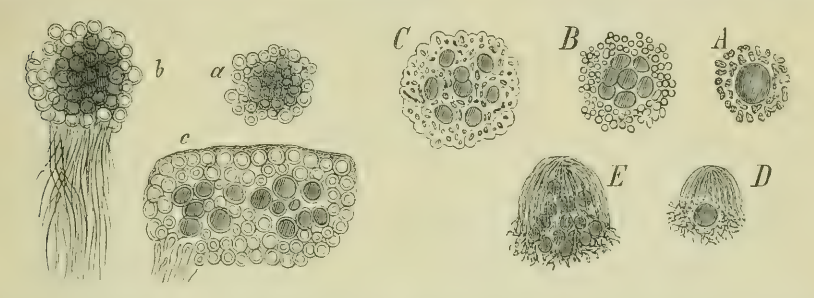


Fig. 83. *A—D* Soredien von Usnea barbata; *A* ein einfaches Soredium, bestehend aus einem Gonidium, welches von Hyphen umsponnen ist; *B* ein Soredium, dessen Gonidium sich durch Theilung vermehrt hat; *C* eine Gruppe einfacher Soredien, durch Eindringen der Hyphen zwischen die Gonidien entstanden. — *D* und *E* keimende Soredien, die Hyphen bilden einen Scheitel, die Gonidien vermehren sich; — *a—c* Soredien von Physcia parietina; *a* ein solches mit pseudoparenchymatischer Hülle; *b* die Hülle erzeugt Haftfasern; *c* ein junger Thallus, der aus einem Soredium entstanden ist (500). Nach Schwendener copirt.

dieser Vorgang sich oft wiederholt, häufen sich die Soredien in der Gonidienzone stark an, bis endlich die Rinde zerreißt; auf diese Weise entleert, können sich die Soredien auch außerhalb des Thallus noch vermehren; unter günstigen Bedingungen aber wächst entweder das einzelne Soredium oder ein Conglomerat von solchen zu einem neuen Thallus heran (Fig. 83); dies kann nach Schwendener bei Usnea barbata auch schon zu der Zeit stattfinden, wo das Soredium noch in dem mütterlichen Thallus festsitzt, wodurch sogen. Soredialäste erzeugt werden.

Wenden wir uns nun zu der Betrachtung des anderen Formelements, aus welchem neben den Pilzhyphen der Flechtenthallus sich aufbaut, zu den Gonidien, so wurde schon oben darauf hingewiesen, dass sie nichts Anderes sind, als Algen, welche von den betreffenden Ascomyceten befallen und umwachsen sind und ihnen, denen die Fähigkeit der Assimilation unorganischer Stoffe mangelt, als Ernährer dienen. Auf die eigenthümlichen Veränderungen, welche die Gonidien durch den Pilz erleiden, wurde oben bei den Hymenialgonidien aufmerksam gemacht. Lässt man die Gonidien von Physcia, Evernia, Cladonia frei vegetiren (nach Zersetzung des Hyphengewebes in Wasser), so bilden sie Zoosporen. Es folgt hier die von Schwendener aufgestellte Übersicht über diejenigen Algen, welche als Flechtengonidien benutzt werden:

I. Algen mit blaugrünem Inhalt (Phycochromaceen).

Name der Algengruppe:	Name der Flechte, in welcher jene als Gonidien vorkommen:
1) Sirosiphoneen	Ephebe, Spilonema, Polychidium.
2) Rivularieen	Thamnidium, Lichina, Racoblenna.
3) Scytonemeen	Heppia, Porocyphus.
4) Nostocaceen	Collema, Lempholemma, Leptogium, Pannaria, Peltigera.
5) Chroococcaceen	Omphalaria, Euchylium, Phylliscum.

II. Algen mit chlorophyllgrünem Inhalt (Chlorophyceen).

6) Confervaceen	Cystocoleus.
7) Chroolepideen	Graphideen, Verrucarieen, Roccella, Lecanora (sp. plur.), Coenogonium.
8) Palmellaceen	Viele Strauch- und Laubflechten.
z. B. Cystococcus humicola	in Physcia, Cladonia, Evernia, Usnea, Bryopogon, Anaptychia.
Pleurococcus	in Endocarpon und verschiedenen Krustenflechten.
9) Coleochaeteen (Phyllactidium)[1]	Opegrepha filicina.

Es wurde schon oben bei der Beschreibung der Hymenialgonidien auf den Einfluss hingewiesen, welchen die Pilzhyphen auf die Algen, die Gonidien ausüben. Dieser Einfluss ist bei den verschiedenen Species ein verschiedener. Oft ist er ein kaum merklicher, so namentlich, wenn die Gonidien einzellige Algen sind, sehr auffällig aber wird er oft namentlich bei Fadenalgen (im weitesten Sinne). Die Fäden krümmen sich, sie trennen sich in kurze Stücke und zerfallen in einzelne Zellen. So z. B. bei Opegrepha varia, deren Gonidien der Fadenalge Chroolepus angehören. Am Rande des Thallus sind noch vollständige Chroolepusfäden vorhanden, je mehr dieselben aber von den Pilzhyphen umsponnen werden, desto mehr zerfallen sie in kurze Stücke oder einzelne Zellen. Andererseits findet man alte Thallus von Op. varia, wo die Gonidien wieder ihre normale Gestalt angenommen haben: sie verlängern sich, bilden gerade Fäden nnd bilden die für die Algengattung Chroolepus charakteristischen Zoosporangien. Die Gallertscheiden, welche viele als Flechtengonidien fungirende Algen besitzen, verschwinden im Flechtenthallus. Am merkwürdigsten sind die Fälle, wo Hyphenzweige in die Gonidien selbst eindringen, so bei Arnoldia und Physma (Fig. 84), was früher zu der unrichtigen Vorstellung Anlass gab, dass Gonidien aus Hyphenzweigen entständen. Die betreffenden Gonidien, d. h. Zellen der Nostocschnüre die als Gonidien dienen, schwellen an, verändern ihre Gestalt und umgeben sich mit einer derben Membran, die den nicht von Hyphen angebohrten Zellen ganz abgeht, endlich entfärben sie sich und gehen zu Grunde. Auch sonst kommt es, wie es scheint, vor, dass Gonidienzellen von dem Pilze wirklich zerstört werden, geringfügigerer Veränderungen gar nicht zu gedenken.

Allein auch die Gonidien ihrerseits üben einen Einfluss auf die Hyphen aus. Kommt eine solche mit der betreffenden Algenzelle in Berührung, so wird sie durch dieselbe zu einem energischen Wachsthumsprozess veranlasst, der sich in einer raschen Zellvermehrung und der Bildung zahlreicher Zweige äußert, welche die Alge umspinnen (vgl. Fig. 84). Ein analoger Wachsthumsprozess wird unten bei Besprechung des eigenthümlichen Zusammenlebens einiger Algen und Lebermoose zu schildern sein (vgl. p. 26). Eigenthümlicherweise finden sich bei einigen Flechten auch zwei verschiedene, im selben Flechtenthallus als Gonidien dienende Algen. Die Algen, welche Gonidien liefern, besitzen

1) Die systematische Stellung dieser Alge ist wegen Unkenntniss ihrer Fortpflanzungsorgane noch unsicher, ihre Vegetationsorgane gleichen aber denen von Coleochaete und bilden wie diese flach ausgebreitete Scheiben auf Blättern etc.

sämmtlich eine ungemeine Verbreitung, fast überall auf Baumstämmen, Felsen, Erde etc. findet man Protococcus, Nostoc, Scytonema u. a. Daraus erklärt sich dann auch die weite Verbreitung der Flechten, und die Thatsache, dass sie es gewöhnlich sind, welche die ersten Stufen organischen Lebens auf neu freigelegten Felsen etc. bilden. (— Man vgl. über die zuletzt besprochenen Punkte die Arbeiten von Bornet.)

Von allen andern Flechten unterscheiden sich die oben schon erwähnten Gattungen Cora und Rhipidonema, wie Mattirolo[1] gefunden hat, dadurch, dass der Flechtenpilz hier kein Ascomycet, sondern ein Basidiomycet ist, und voraussichtlich dürften sich

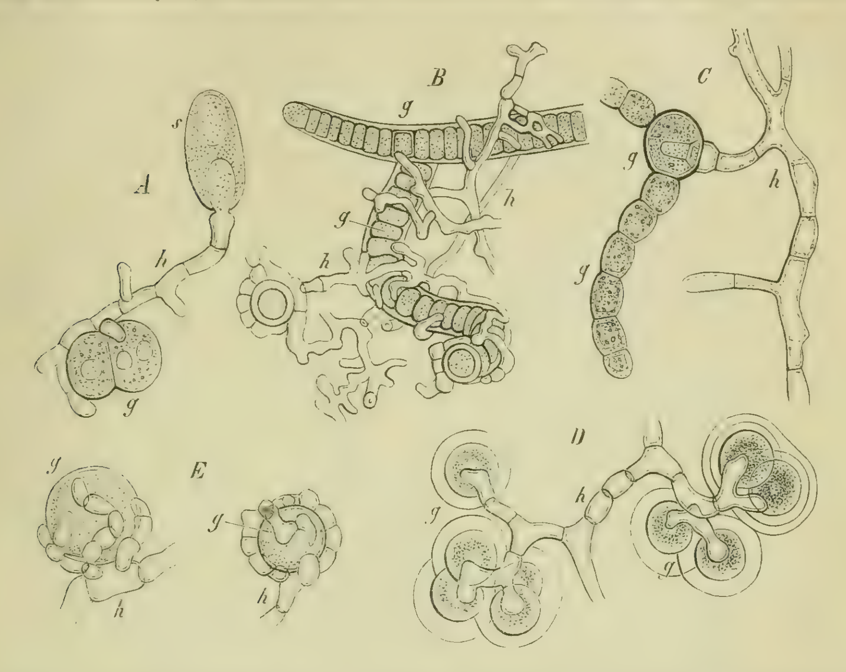


Fig. 84. Verschiedene Beispiele von Algen, welche als Flechtengonidien benutzt werden (nach Bornet). *h* bedeutet überall die Pilzhyphe, *g* das Gonidium. — *A* keimende Spore *s* von Physcia parietina, deren Keimschlauch sich auf Protococcus viridis festsetzt; *B* ein Scytonemafaden von den Hyphen des Stereocaulon ramulosus umsponnen; *C* aus dem Thallus der Flechte Physma chalaganum: in eine Zelle des Nostocfadens (Gonidium) dringt ein Zweig der Hyphe ein; *D* aus dem Thallus der Flechte Synalissa symphorea, die Gonidien sind die Alge Gloeocapsa; *E* aus dem Thallus der Flechte Cladonia furcata, Protococcus (Gonidium) von Hyphen umsponnen.

noch mehr analoge Fälle finden. Die Gattung Cora ist eine tropische, baumbewohnende Flechte, mit häutigem, auf seiner Oberfläche mit concentrischen Zonen versehenem Thallus. Die Gonidien gehören bei Cora der Gattung Chroococcus, bei Rhipidonema Scytonema an. Auf der Unterseite des Flechtenthallus befindet sich das Hymenium, welches gebildet wird von Basidien, auf denen je eine Spore sich bildet. Ihrem ganzen Habitus nach stehen diese Flechten der Basidiomycetengattung Stereum am nächsten. Dass ihre Existenz ein neuer interessanter Beweis für die Richtigkeit der oben entwickelten Anschauung über das Zustandekommen des Flechtenthallus ist, braucht kaum hervorgehoben zu werden.

---

1) Contribuzioni allo studio del genere Cora, Fr.-Nuovo giornale Italiano Botanico. Vol. XIII. No. 4. Ottob. 1881.

5) Die Uredineen (Aecidiomyceten)[1].

Halten wir uns wie bei der Charakteristik der vorhergehenden Gruppen auch hier an diejenigen Formen, deren Entwicklung vollständig bekannt ist, so finden wir bezüglich der Fortpflanzungsverhältnisse zwei extreme Fälle: im einfachsten Fall erzeugt das Mycelium einen Fruchtkörper (welcher dem der Ascomyceten entspricht), ein sogenanntes Aecidium, welches im reifen Zustand aus einer becherförmigen Hülle (Peridie) und einem den Grund des Bechers einnehmenden Hymenium besteht, an dessen Basidien Sporen reihenweise abgeschnürt werden (vgl. Fig. 85). Die so erzeugten Sporen (Aecidiumsporen) keimen alsbald und bilden einen kurzen, aus wenigen Gliederzellen bestehenden Faden, der bald zu wachsen aufhört, dafür aber auf kurzen dünnen Zweigen kleinere Fortpflanzungszellen, die sog. Sporidien erzeugt, welche unter den allgemeinen Begriff der Gonidien fallen, wie derselbe oben definirt wurde. Der sie erzeugende Keimfaden ist ein Vorkeim oder Promycelium. Die Sporidien senden ihrerseits Keimschläuche, welche die Epidermiszellen der Nährpflanze durchbohren, in diese hinein, wo aus ihnen ein Mycelium entsteht, welches wieder Aecidiumfrüchte erzeugt. In diesem Falle, den wir bei Endophyllum Sempervivi vertreten finden, besteht also ein einfacher Generationswechsel, dessen Wechselgenerationen Mycelium und Frucht (Aecidium) sind, nur mit der kleinen Abweichung, dass die Fruchtsporen durch Vermittlung eines Vorkeims und seiner Sporidien das Mycelium erzeugen. — Das andere Extrem finden wir bei Aecidium Berberidis (Puccinia graminis), Aecidium Leguminosarum (Uromyces appendiculatus) u. a. vertreten; dort entstehen aus den Fruchtsporen (Aecidiumsporen) sofort und ohne Vermittlung eines Promyceliums neue Mycelien, welche aber nicht Aecidiumfrüchte, sondern auf polsterartig dichtgedrängten Basidien rundliche, sofort keimfähige Gonidien (die sog. Uredosporen) erzeugen, durch welche das Mycelium sich während der Vegetationsperiode vielfach regenerirt: erst später entstehen in den als Uredo bezeichneten Generationen Fortpflanzungszellen anderer Art, die sog. Teleutosporen, welche erst im folgenden Frühjahr keimen und zwar Promycelien bilden, aus deren Sporidien nun erst diejenigen Mycelien entstehen, die wieder Aecidiumfrüchte bilden.

Vergleichen wir diesen zweiten Fall mit dem ersten, so zeigt sich, dass hier zwischen die Bildung der Fruchtspore und die des Promyceliums verschiedene gonidienbildende Generationen eingeschaltet sind, deren Vermehrungsorgane als Uredosporen und Teleutosporen bezeichnet werden.

Ein Sexualakt ist auch bei diesen genau bekannten Formen der Ure-

1) Tulasne, Ann. d. sc. nat. 3e série T. VII et 4e série T. II. — de Bary, Unters. über die Brandpilze, Berlin 1853. — Ders., Ann. d. sc. nat. 4e série I xx und Monatsber. der Berl. Akad. 1865. — Reess, Die Rostpilzformen der deutschen Coniferen, Halle 1869 (Abh. der naturf. Gesellsch. Bd. XI. — Winter, Die Pilze (Rabenhorsts Kryptogamenflora II. Aufl.) Daselbst Zusammenstellung des über den Wirthwechsel der verschiedenen Formen Bekannten. — de Bary, Aecidium abietinum. Bot. Zeit. 1881.

dineen noch nicht beobachtet, aber nach dem jetzt über die Entstehung der Flechtenapothecien Bekannten als sehr wahrscheinlich anzunehmen, finden sich doch auch bei den Uredineen Spermatien, die in besondern Behältern, den Spermogonien, gebildet werden, deren Auftreten dem der Aecidien vorauszugehen pflegt: die Spermatien funktioniren also höchst wahrscheinlich auch hier wie bei den Flechtenpilzen als männliche Organe, und die Aecidien, die complicirtest gebaute Entwicklungsform, werden als sexuell erzeugt betrachtet werden dürfen: die Aecidiumfrucht entspricht dann dem Apothecium der Flechten, resp. dem Perithecium der andern Ascomyceten, die Aecidiosporen den Ascosporen derselben, die Uredo- und Teleutosporen erscheinen, wie erwähnt, als verschiedene Gonidienformen. Die Benennung der Gattungen geschieht übrigens, wie die Erfahrung gezeigt hat, am zweckmäßigsten nach den Teleutosporenformen, nach welchen die Uredineengenera Puccinia, Uromyces, Coleosporium, Melampsora u. a. benannt sind.

Die als Uredo- und Teleutosporen bezeichneten Gonidienformen finden sich nicht im Entwicklungsgange aller Uredineengattungen. Beide fehlen, wie erwähnt, bei Endophyllum, die Uredosporen bei Roestelia, beide sind vorhanden bei Puccinia graminis, Puccinia sessilis u. a.

Bei einer Anzahl von Formen ist die Entwicklung nur lückenhaft bekannt, indem nicht alle Entwicklungsstufen aufgefunden werden konnten, andere aber haben in der That einen vereinfachten Entwicklungsgang. Es giebt nämlich Gattungen, bei welchen nur die Teleutosporen bekannt sind, die sich aber aus denselben, ohne das Auftreten eines Aecidiums, unbegrenzt regeneriren. So Puccinia Malvacearum und P. Dianthi, Chrysomyxa Abietis u. a. Das Sporenlager der letzteren durchbricht die Epidermis von Fichtennadeln im Frühjahr, die Teleutosporen treiben noch innerhalb der Lager Promycelien, welche Sporidien abschnüren. Die Keimschläuche der letzteren dringen in die jungen Nadeln ein, durchwuchern dieselben, und aus dem Mycel entsteht dann im nächsten Jahre wieder ein neues Teleutosporenlager. Wir müssen annehmen, dass diesen Gattungen die Aecidienfrucht im Laufe der Entwicklung verloren gegangen ist, während die Gonidienbildung allein übrig blieb. Ein viel eklatanteres Beispiel für den Fall, dass ein Pilz sich nur durch Gonidien fortpflanzt, bilden die unten zu besprechenden Basidiomyceten. Hier ist noch zu erwähnen, dass Puccinia straminis z. B. insofern einen Übergang von den Aecidien besitzenden Uredineen zu den aecidienlosen bildet, als bei ihr die Aecidienfrüchte zwar vorhanden sind, aber selten auftreten, während die Gonidienbildung eine ausgiebige ist.

Die Spermatien werden in eigenthümlichen Behältern, den Spermogonien (Fig. 85 *sp*), gebildet, in deren Innerem sich kleine Hyphenzweige befinden, auf denen die Spermatien abgeschnürt werden. Dass sie mit großer Wahrscheinlichkeit als männliche Befruchtungszellen zu betrachten sind, wurde schon oben hervorgehoben.

Die Uredineen bewohnen ausschließlich lebende Phanerogamen, meist Stengel und Blätter, aber auch die lebendige Rinde von Bäumen (Coniferen); die Ausbreitung ihres Myceliums in den Zwischenzellgängen der Nährpflanze lässt diese oft ganz ungestört, in anderen Fällen wird sie dadurch deformirt (z. B. Aecidium elatinum, welches die sog. Hexenbesen der Tannen verursacht); zuweilen bleibt das Mycelium auf engumschriebene Stellen der Nährpflanze beschränkt (Aecidium Leguminosarum u. a.), häufiger verbreitet es sich weithin in der Nährpflanze (Aecidium Euphorbiae cyparissiae, Endophyllum Sempervivi). — Die Früchte sowohl wie die Gonidienformen (Uredo- und Teleutosporen) werden unter der Epidermis der Nährpflanze erzeugt, um erst bei ihrer Reife dieselbe durchbohrend hervorzutreten.

Einige der genau bekannten Formen mit Gonidien benutzen für alle ihre Entwicklungszustände dieselbe Nährpflanze, so z. B. Aecidium Leguminosarum und Tragopogonis; bei anderen dagegen gelangen die verschiedenen Fortpflanzungsformen nur auf verschiedenen Nährpflanzen zur Entwicklung; so bilden sich z. B. die Aecidiumfrüchte von Puccinia graminis (Aec. Berberidis) nur auf den Blättern der Berberis vulgaris, während die Uredosporen und Teleutosporen nur auf Gräsern vorkommen (de Bary, a. a. O.); ebenso entstehen die großen Aecidienfrüchte der Roestelia cancellata nur auf den Blättern der Pomaceen, während ihre Teleutosporen nur auf Juniperusarten vorkommen. Derartige Formen werden als heteröcische (metöcische) im Gegensatz zu den erstgenannten (autöcischen) bezeichnet.

Die von dem Promycelium erzeugten Sporidien, mag jenes aus den Fruchtsporen (Endophyllum) oder aus Teleutosporen entspringen, treiben ihre Keimschläuche die Epidermiswände durchbohrend ins Innere der Nährpflanze, während die aus den Aecidiumfrüchten und aus Uredosporen entspringenden Keimschläuche auf der Epidermis der Nährpflanze hinkriechen, bis sie eine Spaltöffnung finden, um durch diese in die Intercellularräume zu gelangen. Von dieser allgemeinen Regel macht Endophyllum Sempervivi nur insofern eine Ausnahme, als seine Fruchtsporen Promycelien erzeugen, und Puccinia Dianthi, insofern die aus dem Promycelium der Teleutosporen entstandenen Sporidien ihre Keimschläuche in Spaltöffnungen eintreiben.

Die Uredosporen sowohl wie die Teleutosporen entlassen ihre Keimschläuche aus vorgebildeten Keimstellen, wo die cuticularisirte Außenhaut (das Exosporium) fehlt oder sehr dünn ist; bei ersteren finden sich 3—6 solche Löcher im Äquator jeder Uredospore, bei den Teleutosporen je eines in einer Zelle; die Teleutosporen sind vereinzelt (bei Uromyces), oder zu zwei (bei Puccinia), zu drei (bei Triphragmium) oder zu vier (bei Phragmidium) verbunden; gewöhnlich keimen sie erst nach längerer Ruhezeit im Frühjahr, doch zuweilen auch unmittelbar nach ihrer Entstehung (Roestelia, Puccinia Dianthi).

Zur ausführlicheren Darstellung der Entwicklung wähle ich den Pilz, dessen Uredoform die sog. Rostkrankheit des Getreides veranlasst, das »Aecidium Berberidis«, er wird nach seiner Teleutosporenform als Puccinia graminis bezeichnet.

Auf den Blättern von Berberis vulgaris findet man im Frühjahr angeschwollene gelbliche Stellen, zwischen deren Parenchymzellen feine Myceliumfäden dichte Geflechte bilden (Fig. 85 *A* und *I* die zwischen den Zellen liegende hier punktirte Substanz); in diesen angeschwollenen Stellen finden sich die Spermogonien, welche etwas früher auftreten, und die Aecidien. Die Spermogonien (*I*, *sp*) sind urnenförmige Behälter von einer Hyphenschicht als Hülle umschlossen; haarähnliche Fäden, welche die Höhlung auskleiden, ragen aus der Öffnung der Spermogonien, die Epidermis des Blattes durchbrechend, pinselähnlich hervor; der Grund der Spermogonien ist mit kurzen Hyphenzweigen bedeckt, deren Enden zahlreiche, sehr kleine, sporenähnliche Körnchen, die Spermatien, abschnüren; dass über ihre Bedeutung für die weitere Entwicklungsgeschichte unseres Pilzes nichts bekannt ist, wurde schon erwähnt. Später erscheinen

meist auf der Unterseite der Blätter die Aecidiumfrüchte (*I a*, *a*), welche anfangs unter der Epidermis des Blattes liegen, wo sie einen knolligen, parenchymähnlichen Körper darstellen (*A*), der ebenfalls von einer Hülle feiner Hyphen umgeben ist. Im entwickelten Zustande durchbricht die Aecidiumfrucht die Blattepidermis und bildet einen offenen Becher, dessen Wandung (Peridie *p*) aus einer Schicht hexagonaler Zellen besteht, die reihenweise geordnet sind und an der Basis des Bechers von basidienartigen Hyphenzweigen erzeugt werden. Der Grund des Bechers wird von einem Hymenium eingenommen, dessen Hyphen ihre Spitze nach außen kehren und beständig neue Sporen ab-

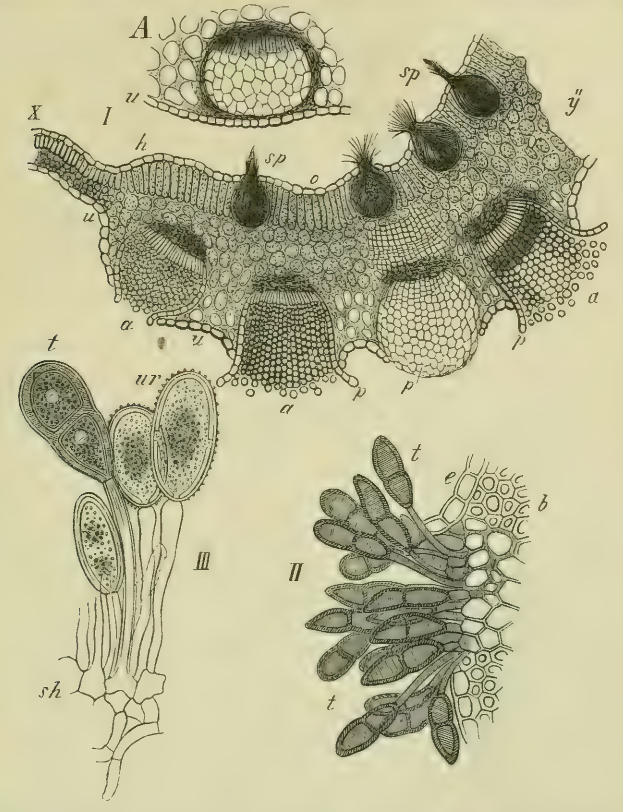


Fig. 85. Puccinia graminis: *A* Theil eines Blattquerschnittes von Berberis vulgaris mit einer jungen Aecidiumfrucht; *I* Blattquerschnitt von Berberis mit Spermogonien *sp* und Aecidiumfrüchten *a*; *p* deren Peridium; zwischen *u* und *y* ist das Blatt monströs verdickt; bei *x* seine natürliche Dicke; *II* ein Teleutosporenlager auf einem Queckenblatt, *e* dessen zerrissene Epidermis, *b* dessen subepidermoidale Fasern, *t* Teleutosporen; *III* Theil eines Uredosporenlagers mit Uredosporen *ur* und einer Teleutospore *t*; *sh* subhymeniale Hyphen. (*A* und *I* nach der Natur, *II*, *III* nach de Bary).

schnüren, die, durch gegenseitigen Druck anfangs polyëdrisch, sich später abrunden und an der Öffnung des Bechers aus einander fallen (*I*, *a*); die Peridie selbst erscheint als eine peripherische Schicht derartiger Sporen, die aber verbunden bleiben; sie sowohl wie die Sporen enthalten rothe Körnchen. — Die auf den Berberisblättern erzeugten Aecidiensporen entwickeln nur dann ein Mycelium, wenn die Keimung auf der Oberfläche eines Grasblattes oder Stengels (z. B. von Triticum, Secale) stattfindet. In diesem Falle dringen die Keimschläuche durch die Poren der Spaltöffnungen ein, und das im Parenchym der Graspflanze erzeugte Mycelium bringt binnen 6—10 Tagen die Uredosporen hervor (*III*, *ur*), welche in polsterartigen Myceliumknoten unter der Epidermis

auf dicht gedrängten, nach außen gerichteten Zweigen (Basidien) entstehen. Sie enthalten ebenfalls rothe Körnchen und sind auf den Blättern der Spitzen und Gräser als lange, schmale, rothe Wülste mit unbewaffnetem Auge sichtbar. Diese Uredosporen werden nach Zerreißung der Epidermis ausgestreut und keimen nach einigen Stunden auf der Oberfläche von Gräsern (Fig. 86 *D*); nur in diesen bilden sich neue Mycelien, aus denen in 6—10 Tagen wieder Uredolager entstehen; auch diese entsenden ihre Keimschläuche durch die Spaltöffnungen ins Innere. Während auf diese Weise der Pilz in seiner Uredoform während des Sommers auf Graspflanzen sich in vielen Generationen vermehrt, be-

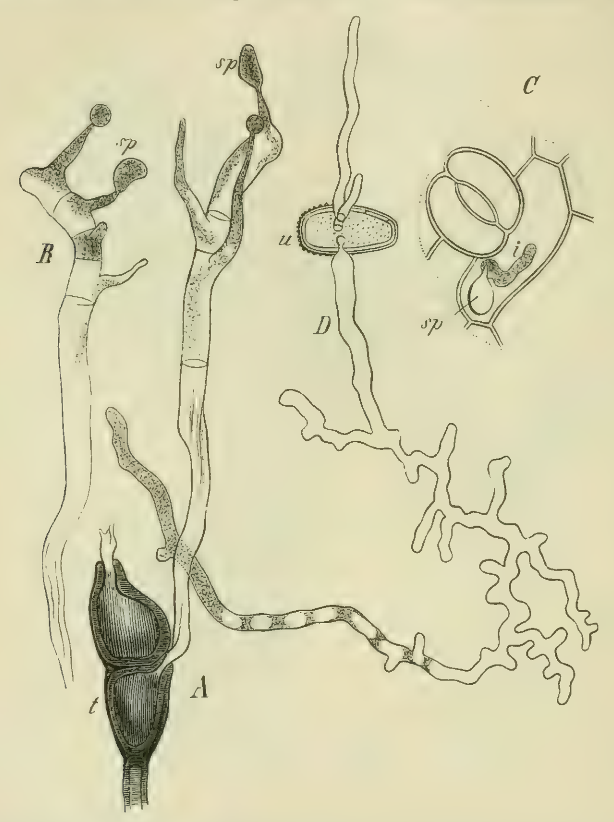


Fig. 86. Puccinia graminis; *A* keimende Teleutospore *t*, deren Promycelium die Sporidien *sp* bildet; *B* ein Promycelium (nach Tulasne); *C* ein Stück Epidermis der unteren Blattfläche von Berberis vulgaris mit einer keimenden Sporidie *sp*, *i* der eingedrungene Schlauch derselben; *D* eine keimende Uredospore 14 Stunden nach der Aussat (nach de Bary l. c.).

ginnt in den älteren Uredolagern die Bildung einer neuen Gonidienform; es werden neben den rundlichen Uredosporen auch lange zweizellige Sporen, die Teleutosporen, erzeugt (*III*, *t*), später hört in den Uredolagern die Bildung der Uredosporen ganz auf, es werden nur Teleutosporen gebildet (*II*), und damit schließt die Vegetationsperiode. Die Teleutosporen überdauern an den Grashalmen den Winter und keimen erst im Frühjahr; sie treiben aus ihren beiden Zellen kurze, septirte Keimschläuche, die Promycelien (Fig. 86 *A*, *B*), an deren Endgliedern auf dünnen Zweigen sofort die Sporidien erzeugt werden. Diese Sporidien aber entwickeln nur dann ein neues Mycelium, wenn sie auf der Oberfläche von Berberisblättern keimen; ihre Keimung unterscheidet sich aber noch von der der anderen Sporenformen dadurch, dass der Schlauch, ähnlich wie bei den

Peronosporeen, sich in die Epidermiszelle einbohrt (*C*, *sp* und *i*), diese durchsetzend ins Parenchym gelangt und dort ein Mycelium bildet, welches die Intumescenz des Blattes, von deren Betrachtung wir ausgingen, hervorruft; dieses Mycelium erzeugt nun wieder Aecidiumfrüchte (und Spermogonien).

Der Gattung Gymnosporangium fehlen die Uredosporen; ihre Aecidiumfrüchte (als Roestelia bezeichnet), welche im Juli und August auf den Blättern, Blattstielen und Früchten der Pomaceen (Pyrus, Cydonia, Sorbus) erscheinen, haben die Form von langhalsigen Flaschen, die sich oben oder seitlich durch Schlitze öffnen und bis 8 mm hoch werden. Die in ihnen enthaltenen Sporenketten zeigen die auch sonst vorkommende Eigenthümlichkeit, dass zwischen je zwei Sporen eine sterile, später zu Grunde gehende Zelle liegt. Die zu den Roestelien gehörigen Teleutosporenlager (Gymnosporangium) erscheinen vor den Aecidiumfrüchten im Frühling auf Juniperusarten in Form kugeliger, kegelförmiger, keuliger, zungenförmiger, kamm- oder handförmiger, gelb oder braun gefärbter Gallertmassen; sie bestehen aus dichtgedrängten Basidien, die aus dem unter der Epidermis der Blätter und in der Rinde der Zweige verbreiteten Mycelium entspringen und die Teleutosporen erzeugen, welche denen von Aec. Berberidis ähnlich sind und gleich diesen bei der Keimung Promycelien erzeugen, deren Sporidien wieder auf Pomaceenblättern die Roestelia mit Aecidiumfrüchten hervorbringen.

6) Die Basidiomyceten[1]).

In diese Abtheilung gehören die größten und schönsten Pilze, deren Gonidien-Fruchtkörper die bekannten »Schwämme« sind. Die früher nur lückenhaft bekannten Anfangsstadien der letzteren sind durch die Untersuchungen Brefeld's jetzt aufgeklärt. Sie zeichnen sich dadurch aus, dass ein sexuell erzeugter, der Ascusfrucht der Ascomyceten entsprechender Fruchtkörper in ihrem Entwicklungsgang sich überhaupt nicht findet (bis jetzt wenigstens nicht bekannt ist), denn die massigen, aus dicht verflochtenenem Hyphengewebe bestehenden Pilzkörper, an denen die Basidiosporen entstehen, sind keineswegs mit den Fruchtkörpern der Ascomyceten zu vergleichen, sondern nichts anderes als mächtig entwickelte Gonidienträger. Die Sporen derselben, die sogenannten Basidiosporen, keimen, erzeugen ein Mycelium, und an diesem entstehen direkt oder indirekt (nach Einschaltung eines Sklerotiums) durch Hyphensprossung und Verflechtung neue Gonidienträger, die »Hüte« bei einer Abtheilung der Basidiomyceten. Außer diesen massigen Gonidienträgern finden sich auf den Mycelien bei manchen Gattungen noch sogenannte Stäbchenfruktifikationen: es werden von Mycelzweigen kleine gonidienähnliche Stäbchen abgeschnürt, die aber mit Ausnahme der niedersten Gruppe, der Tremellineen, ihre Keimfähigkeit verloren haben.

Bei der ungemein weitgehenden Verschiedenheit der äußeren Form und des inneren Baues der Fruchtkörper folgt doch die Sporenbildung desselben einem gemeinsamen Typus: gewisse Zweige der fertilen Hyphen

1) Vgl de Bary, Morphologie und Physiologie der Pilze, Leipzig, 1866. — Brefeld, Untersuchungen über die Schimmelpilze, III. Heft.

schwellen keulenförmig an und werden so zu Sporenträgern: Basidien. Jedes Basidium erzeugt gleichzeitig zwei oder mehr, meist vier (oder acht) Sporen: zu diesem Zweck wachsen aus ihm dünne, anfangs papillenähnliche, kleine Zweige hervor, die Sterigmen, welche am freien Ende je eine kugelige oder länglich runde Anschwellung bilden; indem sich diese mit festerer Haut umgiebt, stellt sie die noch auf ihrem dünnen Stielchen sitzende Spore dar, die endlich abfällt.

Die Basidien werden gleichzeitig in sehr großer Zahl erzeugt und stehen dann meist dicht gedrängt parallel neben einander: auf diese Art entstehen Hymenien, welche bei den Hymenomyceten zwischen den Basidien auch unfruchtbare Schläuche (Paraphysen) enthalten (ähnlich wie die der Discomyceten). Je nachdem die Hymenien freie Außenflächen des Fruchtkörpers bekleiden oder im Inneren desselben Höhlungen des Gewebes überziehen oder sonst wie im Inneren angeordnet sind, unterscheidet man gymnokarpe und angiokarpe Formen.

Die Mehrzahl der Basidiomyceten bewohnt Humus und humöse Erde, oder ihr Mycelium siedelt sich in altem Holz, in der Rinde dicker lebender Baumstämme an; die kleinen Formen benutzen abgefallene Blätter, verwesende Zweige u. dgl. als Substrat. Seltener sind ächte Schmarotzer auf lebenden Pflanzentheilen.

Das Folgende mag dazu dienen, einige der verschiedensten und morphologisch wichtigsten Formen der Fruchtkörper hervorzuheben:

1) Die einfachste Form der Fruchtbildung zeigt *Exobasidium Vaccinii*[1]), dessen Mycelium in den Blättern und Stengeln von Vaccinium vitis idaea schmarotzt; an der Oberfläche der befallenen Organe bildet das Mycelium unmittelbar ein Hymenium aus dicht beisammenstehenden viersporigen Basidien.

2) Die *Gallertpilze (Tremellineen)*, auf abgestorbenem Holz oder alten lebenden Baumstämmen wachsend, bilden Fruchtkörper von gallertartiger Consistenz und oft unbestimmter Form, meist gyröse, dicke Häute darstellend. In der Gallerte verlaufen die dünnen Hyphen, welche an der Oberfläche die Hymenien bilden. Die Sporenbildung ist complicirter als bei den anderen Basidiomyceten[2]).

3) Unter den *Hymenomyceten* sind die bekanntesten und häufigsten die sogenannten Hutpilze. Das Gebilde, welches man hier gewöhnlich als den Pilz oder Schwamm bezeichnet, ist der Gonidien-Fruchtträger, der aus einem im Boden, Holz oder sonstwie vegetirenden Mycelium hervorsprosst. Gewöhnlich, aber nicht immer, ist der Hut gestielt; auf der Unterfläche des Hutes liegt die Hymenialschicht auf mannigfach gestalteten Vorsprüngen der Hutsubstanz; bei der Gattung Agaricus sind diese Vorsprünge zahlreiche, radial vom Stielansatz zum Hutrande laufende, senkrecht hängende Lamellen, bei Cyclomyces bilden derartige Lamellen concentrische Kreise, bei Polyporus, Daedalea sind sie netzartig unter einander verbunden, bei Boletus bilden sie dicht gedrängte, senkrecht stehende Röhren, die bei Fistulina einzeln stehen; bei Hydnum ist die Unterseite des Hutes mit herabhängenden weichen Stacheln, wie mit Eiszapfen, besetzt, deren Oberfläche das Hymenium trägt u. s. w. — In vielen Fällen ist der Fruchtkörper nackt, in anderen ist die Unterseite des Hutes mit einer später zerreißenden Haut überspannt (Velum partiale), oder Hut und Stiel sind in eine solche eingehüllt (Velum

---

1) Woronin in Ber. der naturf. Ges. zu Freiburg i. Br. Bd. IV. 1867.

2) Tulasne, Ann. d. sc. nat. 3e sér. T. XIX et 5e sér. T. XV. — Brefeld, a. a. O. III. Heft.

universale), oder endlich bei wenigen Arten (Amanita, s. unten) ist beides vorhanden. Diese Schleierbildungen hängen mit dem Gesammtwachsthum des ganzen Fruchtkörpers zusammen; die nackten Hüte sind ihrer Entstehung nach gymnokarp, die beschleierten machen den Übergang zu den angiokarpen Fruchtkörpern der Gastromyceten, speciell trifft dies zu für Amanita. — Agaricus variecolor (Fig. 88) ist gewissermaßen eine Mittelbildung zwischen nacktem und mit Velum universale versehenem Hut. Der Fruchtkörper entsteht hier als ein schlanker Kegel auf dem Mycelium (*a* u. *b*), der aus parallelen, am Gipfel fortwachsenden Hyphen besteht (*c*); schon frühzeitig ist eine äußere Hyphenschicht vorhanden, die den ganzen Körper als lockere Hülle umgiebt; später hört das

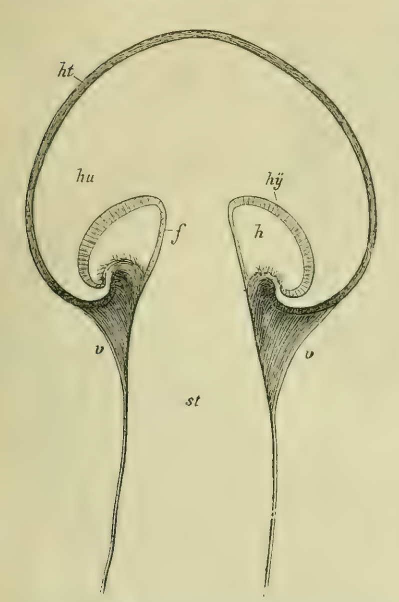


Fig. 87. Gonidien-Fruchtkörper von Boletus flavidus im Längsschnitt, wenig vergrößert; *st* Stiel, *hu* Hut, *hy* Hymenium, *h* der Hohlraum unter dem Hymenium, *v* Velum, *ht* abziehbare Hautschicht des Hutes, *f* Fortsetzung der Hymeniumschicht auf dem Stiel.

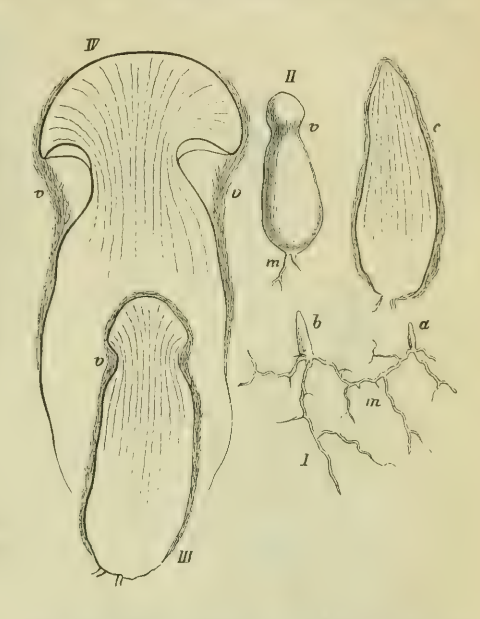


Fig. 88. Agaricus variecolor; *I* Mycelium (*m*) mit jungen Fruchtträgern *a* und *b* (natürl. Größe); *c* einer dieser letzteren im Längsschnitt vergr.; *II* ein älterer Fruchtträger mit beginnender Hutbildung, in *III* derselbe längs durchschnitten; *IV* ein weiter fortgeschrittener Hut; *v* das Velum. — Die Linien in den Längsschnitten bezeichnen den Verlauf der Hyphen.

Spitzenwachsthum auf; die Hyphenzweige des Pilzes wenden sich unterhalb des Gipfels auswärts (*II*, *III*) und bilden so den Hut (*IV*), dessen Rand centrifugal fortwächst; auf seiner Unterfläche treten die Lamellen hervor; indem der Hutrand sich vom Stiele entfernt, wird die lockere peripherische Hyphenschicht hier ausgespannt (*v* in *IV*) und bildet ein rudimentäres Velum universale. — Ein Beispiel für die Entstehung eines gestielten Hutes mit Velum partiale bietet der bekannte Champignon (Agaricus campestris). Fig. 89 zeigt in *A* ein kleines Stück des sehr ausgebreiteten, netzartig anastomosirenden Myceliums (*m*), aus welchem zahlreiche Fruchtkörper hervorsprossen; diese sind anfangs birnförmige solide Körper (*l*), aus gleichartigen jungen Hyphen zusammengesetzt. Dies ist die Stielanlage, aus deren oberen Theile sich die Hutanlage bildet. Schon früh weicht das Hyphengewebe, unter dem Gipfel eine ringförmige Luftlücke bildend (*II*, *l*), aus einander; mit dem Wachsthum des ganzen Körpers vergrößert sich auch diese Lücke, deren obere Wand die Unterseite des Hutes darstellt, aus welcher die radialen Hymeniumlamellen abwärts hervorwachsen (*III*, *l*) und die Luftlücke ausfüllen. Von der

Basis des Strunkes laufen die Hyphen zum Hutrande, die äußere Wand der Luftlücke bildend; der centrale Stiel (*st. IV*) verlängert sich, während der Hutrand sich immer weiter von diesem entfernt; dadurch werden die unter der die Lamellen enthaltenden Luftlücke liegenden Hyphen ausgedehnt, sie trennen sich von unten aufwärts vom Stiel und bilden nun eine Haut (*V, v*), welche vom oberen Theile des Stiels unter den Lamellen hin zum Hutrande verläuft, in welchen hinein ihre Hyphen sich fortsetzen. Wenn endlich durch Streckung des Gewebes der Hut sich horizontal ausbreitet, so reißt die Haut (das Velum) von seinem Rande ab und hängt wie eine Manchette am Stiel herab.

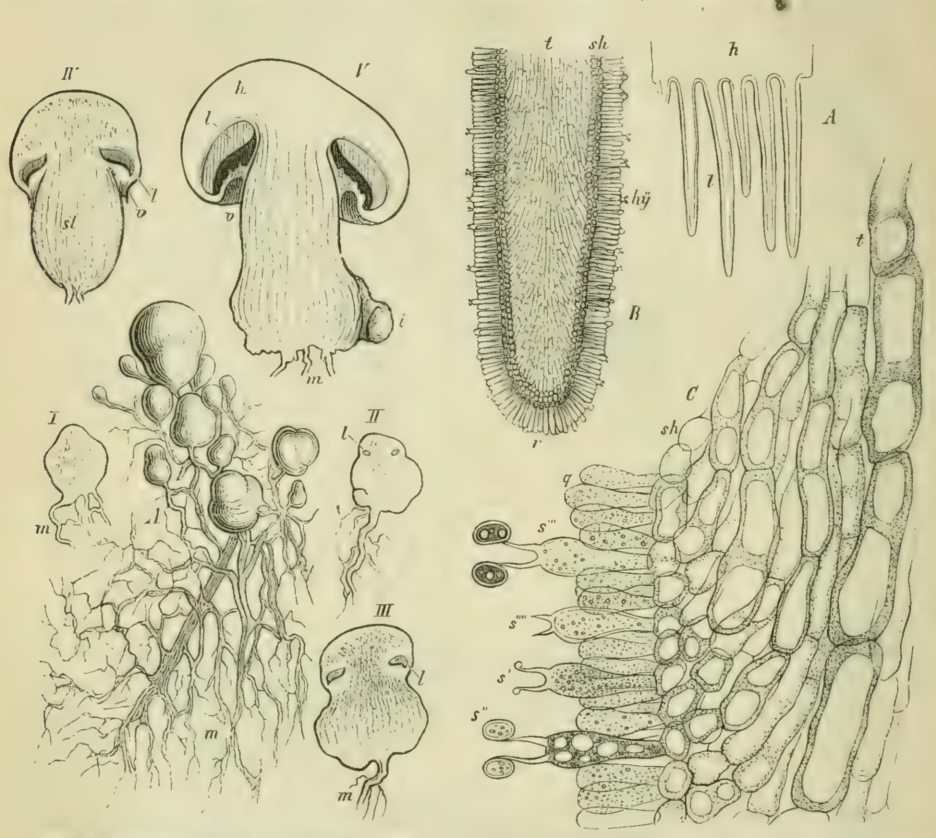


Fig. 89. Agaricus campestris, natürl. Größe (siehe den Text).

Fig. 90. Agaricus campestris, Bildung des Hymeniums, *A* und *B* schwach vergr. *C* ein Theil von *B* 550mal vergr. Die feinpunktirte Substanz ist Protoplasma.

Das Hymenium überzieht, wie schon erwähnt, die Oberfläche der lamellenförmigen, zapfenartigen, röhrenähnlichen u. s. w. Hervorragungen der Unterseite des Hutes. Ein tangentialer Durchschnitt des letzteren giebt in allen drei Fällen beinahe dasselbe Bild, wie Fig. 90, welches nach Agaricus campestris entworfen ist; *A* zeigt ein Stück einer tangential herausgeschnittenen Scheibe des Hutes, *h* Hutsubstanz, *l* die Lamellen; in *B* ist ein Stück einer Lamelle etwas stärker vergrößert, um den Hyphenverlauf zu zeigen; der Körper der Lamelle (die sog. Trama *t*) besteht aus langgliederigen Zellreihen, die von der Mittelfläche aus nach der rechten und linken Fläche hin divergiren; dort werden die Hyphenglieder kurz, rund, sie bilden die subhymeniale Schicht (*sh* in *B* und

C); aus diesen kurzen Gliedern entspringen dicht gedrängt und senkrecht auf der Außenfläche der Lamelle die keulenförmigen Schläuche *q*, welche zusammen die Hymenialschicht darstellen (*hy* in *B*). Viele dieser Schläuche bleiben steril und werden Paraphysen genannt, andere bilden die Sporen, es sind die Basidien. Jedes Basidium erzeugt hier nur zwei, bei anderen Hymenomyceten meist vier Sporen. Das Basidium treibt zunächst ebenso viel dünne Zweige (Sterigmen s'), als Sporen entstehen sollen; jeder dieser Zweige schwillt am Ende an, diese Anschwellung vergrößert sich und wird zur Spore (s'', s'''), welche abfallend den Stiel, auf dem sie saß, zurücklässt (s'''').

Über die Gewebebildung dieser Gruppe will ich nur noch die eine Bemerkung beifügen, dass im Fruchtkörper mancher Agaricinen (Lactarius), einzelne, vielverzweigte Hyphen sich in Milchsaftgefäße umbilden, aus denen bei Verletzung große Massen von Milchsaft ausfließen.

Vergleicht man den Entwicklungsgang der Basidiomyceten mit dem der vorhergehenden Gruppe, der Uredineen[1]), so stimmt derselbe mit den Formen überein, welche wie z. B. Chrysomyxa Abietis die Aecidienfrucht (welche dem Ascus-Fruchtkörper der Ascomyceten entspricht) ganz verloren haben und sich nur durch Gonidien, und zwar bei Chrysomyxa u. a. durch die als Teleutosporen bezeichnete Form derselben, fortpflanzen.

Nach dieser vorläufigen Orientirung über den Aufbau des Fruchtträgers der Hymenomyceten soll hier als Beispiel die von Brefeld geschilderte Entwicklungsgeschichte von Coprinus stercorarius folgen. Die Basidiosporen keimen, in Nährlösung (Mistdecoct) ausgesät, sofort, indem der Keimschlauch an den dem Sterigma entgegengesetzten Ende der Spore, wo sich ein feiner Porus befindet, austritt. Es bildet sich ein fadiges, reich verzweigtes Mycel, an dem sehr reichlich Verschmelzungen von Hyphenzellen eintreten, die sich auch bei andern Mycelien häufig finden. Nach Verlauf von 9—12 Tagen bilden sich an älteren Mycelien die Anlagen der Fruchtkörper. Dieselben entstehen in kleinen, wenig ernährten Kulturen direkt an einzelnen Mycelfäden, in üppigeren Kulturen dagegen werden gewöhnlich erst Sklerotien gebildet. Die letzteren entstehen durch dichte Verflechtung von Hyphenzweigen, die anfangs unter sich gleich ein dicht verflochtenes Gewirr bilden, dessen Zwischenräume von Luft erfüllt sind. In wenigen Tagen hat sich dann das Sklerotium, dessen Größe sich nach den Ernährungsverhältnissen richtet, zu seinem Dauerzustand ausgebildet. Es besitzt in demselben ein farbloses Mark und eine schwarze Rinde, deren Zellen zu einem festen Gewebe verbunden sind. Wenn die Rinde entfernt wird, so nimmt die dadurch bloßgelegte Partie des Markes Rindenbeschaffenheit an. Bei der Keimung der Sklerotien sprossen die peripherischen Rindenzellen aus und bilden auf der Rinde kleine Flöckchen: die Fruchtanlagen. Eine einzige derselben gewinnt den Vorsprung, die andern verkümmern. Die Bildung der Sklerotien sowohl als die der Fruchtanlagen geht also auf rein vegetativem Wege vor sich, und die Sklerotien sind hier Dauermycelien, nicht wie bei Penicillium z. B. ein Ruhezustand des Fruchtkörpers.

Der Stiel der Fruchtanlage bleibt zunächt sehr kurz, zuerst erhält der Hut seine Entwicklung. Am Basaltheil des Stieles kommen Rhizoiden zum Vorschein, sie treten an jeder Berührungsstelle mit einem beliebigen Gegenstand auf. Nach dem Auftreten der Rhizoiden ist die Ausbildung des Hutes beendet, der Stiel streckt sich bis zu mehr als zehnfacher Länge und der Hut entleert dann seine Sporen.

Die Bildung von Sklerotien, wie sie im vorstehenden geschildert wurde, kann aber auch übersprungen werden, es geschieht dies bei minder kräftiger Ernährung der Kulturen, wie sie namentlich bei Objektträgerkulturen stattfinden. Dann entwickeln sich die Körper an einzelnen Mycelfäden als adventive Sprossungen. An dem aus der Keimung

---

1) Vgl. de Bary, Aecidium abietinum, Bot. Zeit. 1879, p. 828—843.

einer Spore hervorgegangenen Mycel treten sie in beschränkter Zahl, im Maximum 20, auf. Eine Hyphe bildet Aussprossungen, die sich reichlich verzweigen und mit einander verknäueln. So entsteht ein Hyphenknäuel, der im Innern aus einem Kern von falschem Gewebe besteht und von einer Hülle von Hyphen umgeben ist. Der Gewebekern bildet die erste Anlage des Stieles. Da wo die Stielanlage in Hyphen ausgeht, also am oberen Ende derselben, findet eine äußerst intensive Neubildung von Hyphen statt, aus welcher der Hut hervorgeht, die Hyphen wachsen dicht zusammen und dehnen sich aus. Indem sich die Elemente dieser Gesammtanlage in einer bestimmten Zone eng zusammenschließen, grenzt sich ein innerer Kern, der junge Hut, aus der Masse des Ganzen ab. Die Hutanlage vergrößert sich durch Marginalwachsthum, sie ist umhüllt von dem äußern, aus lose verflochtenen Hyphen bestehenden Theil der Fruchtträgeranlage, der Volva. Dieselbe setzt sich in diejenigen Hyphenelemente fort, welche bei der Bildung des Stieles keine unmittelbare Verwendung fanden, so dass also die Hülle den Fruchtträger als velum universale umgiebt. Auf der Innenfläche des Hutes sprossen dann die Lamellen desselben als Längsleisten hervor. An der Oberfläche derselben befinden sich regelmäßig angeordnete pallisadenähnliche Hyphenenden, senkrecht angeordnet zu den mittleren, radial verlaufenden Hyphen, von denen sie als Zweige entspringen. Diese Pallisadenzellen bilden das Hymenium der Leisten, aus ihnen bilden sich die Basidien mit den Sporen. Indes nicht alle sind fertil, eine größere Anzahl bleibt steril und bildet die sogenannten Paraphysen, während andere, kugelig angeschwollene, als Cystiden bezeichnet werden. Die Basidien sind meist cylindrisch, auf ihrem Scheitel treten gleichzeitig vier neue Vegetationspunkte auf, die Sterigmen, die zu geringer Höhe heranwachsend zu feinen nadelförmigen Spitzen werden. Ihre Spitze schwillt zur kleinen Kugel an, sie wird größer, dehnt sich zur Eiform aus, der Inhalt der Basidie tritt in die Anschwellung, welche durch eine Scheidewand von dem Sterigma abgetrennt ist, und die Spore ist fertig. Alle Theile des Hutes haben sich inzwischen noch gestreckt, und die Zellen seiner Oberfläche haben sich zur Huthaut verdickt. Nun folgt eine rapide Entwicklung des Stieles, durch die der Hut emporgehoben wird, derselbe spannt sich auf und entleert seine Sporen.

Von den interessanten Experimenten Brefeld's mag hier noch einiges erwähnt werden. Er zeigte, dass, wenn man an den austreibenden Sklerotien die im Entstehen begriffenen Fruchtanlagen abwischt, neue in fast unbegrenzter Menge entstehen. Schneidet man an einer jungen Fruchtanlage den Hut ab, so entsteht aus der Schnittfläche des Stieles und zwar aus beliebigen Oberflächenzellen durch vegetative Sprossung eine neue Fruchtanlage, die später mit dem alten Stummel continuirlich verschmilzt und auf ihm zur vollen Entwicklung kommt. »Jede Zelle des vegetativ entstandenen Fruchtkörpers, jede Zelle des Stieles, jede Hyphe des Hutes, der Lamellen, des Hymeniums, ist befähigt durch Aussprossen eine Fruchtanlage zu erzeugen«. Und ebenso wachsen junge Fruchtanlagen, wenn man sie abhebt und in Nährflüssigkeit bringt, zu Mycelfäden aus, und dasselbe ist der Fall bei Stücken zerschnittener älterer Fruchtkörper.

Das Austreiben der Sklerotien ist im Lichte wesentlich gefördert. Im Finstern bleibt der Hut zurück, der Stiel erreicht eine beträchtliche Länge.

Die Sklerotien des Coprinus stercorarius sind, wie oben dargelegt wurde, Dauerzustände des Mycels, die nach ihrer Bildung sofort in den Ruhezustand übergehen. Anders ist dies bei den Sklerotien des Agaricus melleus, den Rhizomorphen. Es sind dies wurzelartige, verzweigte Mycelstränge, die parasitisch in der Kiefer leben und dort, wie R. Hartig gezeigt hat[1], die Harzsticke derselben hervorrufen. Hartig hat auch zuerst die Zugehörigkeit von Rhizomorpha zu Agaricus melleus erkannt, und seine Angaben

---

1) R. Hartig, Wichtige Krankheiten der Waldbäume. Berlin 1874.

sind später von Brefeld bestätigt und erweitert worden. Die Bildung der Rhizomorphen an dem aus der Keimung der Sporen des Agaricus melleus hervorgegangenen Mycel wird eingeleitet ganz wie die der Sklerotien von Coprinus stercorarius. Die Rhizomorphen gehen nun aber nicht sofort in den Dauerzustand ein, sie sind Sklerotien mit Vegetationsspitzen. Außerhalb der Nährflüssigkeit besitzen dieselben eine braune Rinde und ein inneres Mark. Das Scheitelende des Stranges ist seine Vegetationsspitze, innerhalb welcher die Neubildungen stattfinden. Dieselbe besteht aus lückenlos verbundenen, äußerst kleinen und in den Grenzen des Vegetationspunktes völlig gleichen Zellen, ohne dass hier indes ein ächtes Gewebe mit Sicherheit nachzuweisen wäre. Das Eindringen der Rhizomorphenstränge in Kiefern lässt sich direkt beobachten. Lebt die Rhizomorpha unter der Baumrinde (Rh. subcorticalis), so unterbleibt die Bräunung ihrer Rindenschicht, die Vermehrung der Elemente in der Peripherie dauert beliebig fort, und erreicht hierdurch die Rhizomorpha eine bedeutende Dicke und jede beliebige Breite. Sie bleibt plastisch, die Stränge ändern ihre Form an jeder Stelle beliebig, sind bald dünn wie eine Nadel, bald von enormer Dicke, bald rund, bald flach. Mit dem Erlöschen des Vegetationspunktes treten dann die Rhizomorphen in den wirklichen Sklerotienzustand ein. Die Fruchtkörper des Agaricus melleus entwickeln sich direkt aus den Rhizomorphensträngen. Eine Anzahl von Hyphen des Markes sprosst aus, durchbricht die Rinde und leitet die Bildung des Fruchtkörpers ein.

Die Keimung von Coprinus lagopus ist ebenfalls von Brefeld verfolgt worden. Die Mycelien haben zunächst keine Scheidewände, erst wenn sie größer werden, treten solche auf. Eigenthümlich ist, dass sich hier auf besonderen Mycelzweigen (Stäbchenträger) Stäbchen abscheiden, die früher irrigerweise theilweise als männliche Geschlechtsorgane, Spermatien, bezeichnet wurden. Sie keimen nicht und Brefeld bezeichnet sie deshalb als rudimentäre Gonidien, eine Ansicht die dadurch gestützt wird, dass bei der Keimung der Tremellineen ganz ähnliche, aber keimfähige Gebilde auftreten.

Amanita muscaria bildet einen Übergang von gymnokarpen Basidiomyceten zu den Gasteromyceten, indem hier die Anlage der Lamellen nicht wie bei Coprinus auf der freien Innenfläche des Hutes stattfindet, weil diese zur Zeit der Hutanlage noch gar nicht vorhanden ist, sondern in einem ventralen, Stiel und Hut gemeinschaftlichen Hyphenelemente vor sich geht; die einzelnen Theile werden im Innern der aus gleichförmigem Bildungsgewebe bestehenden Anlage gebildet, und der junge Hut ist deshalb von einer mächtigen Volva überzogen.

Die Gasteromyceten stimmen in der Sporenbildung mit den gymnokarpen Formen überein (oft werden acht Sporen auf einem Basidium erzeugt), ihre Fruchtkörper sind aber sämmtlich angiokarp, die Hymenien werden im Innern der anfangsweise kugeligen Fruchtkörper gebildet; durch merkwürdige Differenzirungen der Gewebeschichten und Wachsthum gewisser Hyphencomplexe aber, oder auch durch bloßes Aufspringen der äußeren Schichten (Peridie) werden die Sporen ausgestreut. Das Wesen dieser Vorgänge, die in ihrer äußeren Erscheinung ungemein mannigfaltig sind, wird durch zwei Beispiele begreiflich werden. Von den zierlichen Nidularieen wähle ich das erste Beispiel, Crucibulum vulgare[1]). Das Mycelium bildet einen kleinen weißen Flocken verzweigter Hyphen, die oberflächlich auf Holz hinkriechen. Durch reiche vegetative Verzweigung entstehen an denselben rundliche, dichte Knötchen, die Anlagen der Fruchtkörper; durch Einschiebung neuer Hyphenzweige wächst die Kugel und nimmt nach und nach cylindrische Form an. Ein Durchschnitt durch die Fruchtanlage lässt folgende Schichten erkennen: eine mittlere, hellere Zone von Hyphen grenzt in conkaver Wölbung eine untere äußere Partie von einer oberen inneren ab (vgl. Fig. 91. *A*). Die äußere Schicht wird zum »Becher« der Frucht (*C*, *B*, *D*), sie zeigt bald zwei secundäre Zonen, die nach oben

1) Sachs, in: Bot. Ztg. 1855. — Brefeld, a. a. O.

in einander übergehen. Die äußere ist braun und dicht und geht nach außen in die losen Hyphen über, welche die haarförmige Umkleidung des Fruchtkörpers bilden. Die in der Fig. 91 hellgezeichnete Mittelschicht der Fruchtanlage nimmt bedeutende Dimensionen an, sie bildet gleichsam einen Sack, der die Innenschicht umschließt bis auf den oberen Theil, welcher direkt in die Kuppel übergeht. Die ganze Masse der Mittelschicht verwandelt sich in ein Gallertgewebe. In der Innenschicht erscheinen früh schon einzelne Partien dunkler (Fig. 91 *B* die helleren Partien) während die andern vergallerten. Die so sich bildenden Nester sind die »Sporangien« (Peridiolen). Die Mittelschicht nimmt dann an Dicke ab und wird zu einer schmalen Zone, einer inneren Bekleidung der Außenschicht. In der Mitte der Sporangien bildet sich eine Höhlung, die das Hymenium überzieht. Jedes Sporangium (so wurden von Sachs die sporenbildenden Nester bezeichnet) ist also innen mit einer Hymeniumschicht ausgekleidet (vgl. Fig. 92), sie wird von Paraphysen und Basidien gebildet, welche letzteren je vier Sporen auf kleinen Stielchen, den Sterigmen bilden. Wenn die Sporangien farbig sind, sind sie von zwei braunen Häuten umgeben, welche eine sklerotienähnliche Medullarmasse umschließen. Der Becher bricht dann an seiner Kuppel auf, die Ränder schlagen sich um, und die Sporangien sinken auf seinen Boden. Sie liegen frei und sind nach Brefeld an keiner Stelle mit der Wand verbunden (nach den Untersuchungen von Sachs [Fig. 91 u. 92] stehen sie durch Hyphenstränge mit der Wand in Verbindung); sie tragen nur einen zapfenartigen, weißen Hyphenknäuel als Vorsprung in der Mitte angeheftet. — Denkt man sich die Sporangien dichter beisammen und zahlreicher, ihre Wände weniger dicht, so erhält man die rundlichen, zellenähnlichen Loculamente, wie sie im Fruchtkörper anderer Gastromyceten (Octaviania, Scleroderma u. s. w.) vorkommen.

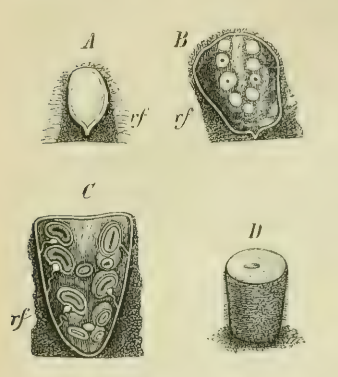


Fig. 91. Crucibulum vulgare, *A*, *B*, *C* wenig vergr. im Längsschnitt, *D* ganzer fast reifer Pilz von außen gesehen in natürl. Größe.



Fig. 92. Crucibulum vulgare. Oberer Theil des Längsschnitts durch einen jungen Fruchtkörper, vergr. Entspricht ungefähr *B* in Fig. 91. Der Schnitt ist im durchfallenden Licht gesehen, die dunklen Partien im Innern sind solche, wo sich Luft zwischen den Hyphen befindet, in den hellen Partien hat sich zwischen den Hyphen durchsichtige, luftfreie Gallerte gebildet. Was in dieser Figur hell ist, erscheint in der vorigen dunkel.

Noch auffallender sind die durch innere Differenzirung der Gewebe bewirkten Veränderungen bei den Phalloideen, von denen ich nur die Hauptmomente bei Ph. impudicus hervorheben will. Die Keimung der Sporen ist noch nicht beobachtet. Der junge Fruchtkörper, der auf dem dicksträngigen, unterirdisch perennirenden Mycelium entsteht, ist auch hier anfangs ein homogenes Fadenconvolut, in welchem während des Heranwachsens die Differenzirung beginnt und fortschreitet. Hat der Körper die Größe und Form eines Hühner- oder selbst Gänseeies erreicht, so

ergiebt ein Längsschnitt das in Fig. 93 dargestellte Bild. Das Gewebe besteht jetzt aus verschiedenen Portionen, die sich in vier Gruppen eintheilen lassen: 1) Die Peridie; sie ist zusammengesetzt aus der äußeren, festen, dicken, weißen Haut *a*, einer inneren weißen, festen, aber dünnen Haut *i* und einer dicken Schicht verschleimten Hyphengewebes *g* (Gallertschicht). — 2) Der sporenbildende Apparat, die sogen. Gleba *sp*, außen begrenzt von der inneren Peridie *i*, innen von der festen dicken Hautschicht *t*; von dieser ragen Wände nach außen, welche unter sich wabenartig verbunden sind und die Gleba in zahlreiche Kammern eintheilen: in diesen Kammern befinden sich die fertilen Hyphenäste, auf deren Basidien vier oder mehr Sporen gebildet werden, in großer Zahl, so dass bei der Reife die schwarzgrüne Gleba fast allein aus Sporen zu bestehen scheint. — 3) Der Stiel oder Träger *st*; er besteht aus lufthaltigem Gewebe, welches zahlreiche enge Kammern bildet, die Kammern sind aber jetzt noch sehr eng; der Stiel ist hohl, d. h. der axile Theil seines Gewebes ist in eine zerfließende Gallerte umgewandelt; der so entstehende Kanal ist bei manchen Individuen oben offen, bei anderen durch die innere Peridie geschlossen; — 4) der sogen. Napf *n*; er bildet eine niedrige breite Säule von festerem Gewebe, dessen äußerer Theil oben in die innere Peridie ausläuft, während er gleichzeitig eine erweichende Schicht zwischen den Stiel und die innere Haut der Gleba (*t*) hinaufschickt; die Basis des Napfes geht continuirlich in die äußere feste Peridie über. — In diesem Zustand erreichen die Sporen ihre Reife; zum Zweck ihrer Aussaat aber beginnt jetzt eine kräftige Ausdehnung des Trägers, *st*; die Peridie reißt am Scheitel, die Gleba löst sich von der inneren Peridie ab, indem diese bei *x* zerreißt und die Haut *t* sich unten ablöst; so wird die Gleba auf dem Gipfel des Trägers *st* hoch über die Peridie emporgehoben, indem der Träger die Höhe von sechs bis zwölf Zoll erreicht; diese Ausdehnung wird durch Erweiterung seiner Kammern erreicht, die dem fertigen Stiel das Aussehen eines grobporösen Schwammes geben; mit seiner Verlängerung nimmt er auch in der Dicke entsprechend zu. Die Sporenmasse der Gleba tropft nun, indem ihre Hyphen zerfließen, als dicker, zäher Schleim herab, endlich bleibt von der Gleba nur noch die mit wabenähnlichen Wänden besetzte Haut *t* übrig, welche wie eine Manchette von dem Scheitel des Stiels herabhängt und Hut genannt wird. — Die Einzelheiten dieser Vorgänge lassen nun bei den verschiedenen Arten der Phalloideen die mannigfaltigsten Variationen zu, worüber Corda l. c. und De Bary l. c. p. 84 nachzusehen sind.

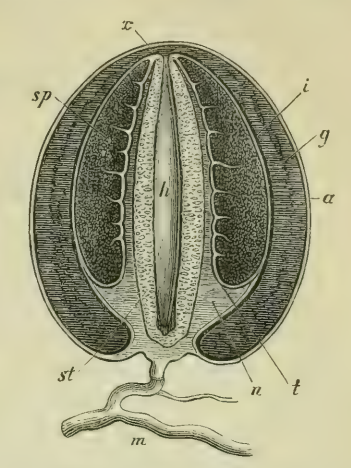


Fig. 93. Phallus impudicus, ein fast reifes Exemplar unmittelbar vor der Streckung des Stieles *st*, im Längsschnitt (1/2 der natürl. Größe); *a* äußere Schicht der Peridie, *g* Gallert derselben, *i* innere Peridie; *st* der noch nicht gestreckte Stiel oder Träger des Hutes *t*, an welchem die weißen, wabenartig verbundenen Leisten sitzen; *sp* die schwarzgrüne Sporenmasse (Gleba); *h* Höhlung des Stieles, mit wässeriger Gallerte erfüllt; *n* der Napf in welchem die Basis des Stiels nach dessen Streckung stecken bleibt; *x* die Stelle wo die innere Peridienhaut bei Streckung des Stiels sich ablöst; *m* Myceliumstrang.

Zweite Gruppe.

Die Muscineen[1]).

Die Lebermoose und Laubmoose, die man unter dem Namen Muscineen zusammenfasst, sind durch einen scharf ausgesprochenen Generationswechsel gekennzeichnet. Aus der keimenden Spore entwickelt sich nicht unmittelbar die chlorophyllreiche, sich selbst ernährende, geschlechtliche Generation, sondern zunächst ein einfacheres Gebilde, ein Vorkeim, der bei den Laubmoosen meist confervenähnlich ausgebildet ist, und an ihm entsteht dann die Geschlechtsgeneration als seitliche oder endständige Sprossung, die bei den Lebermoosen vom Vorkeim oft nicht scharf abgesetzt ist.

In dem weiblichen Geschlechtsorgan dieser ersten Generation entsteht durch die Befruchtung als neue Generation ein Gebilde von ganz anderer Form, welches ausschließlich zur Erzeugung der Sporen auf ungeschlechtlichem Wege bestimmt ist; ohne mit der vorigen Generation organisch verbunden zu sein, wird dieses Gebilde doch von ihr ernährt und erscheint bei äußerlicher Betrachtung bloß als Frucht derselben, ähnlich wie die kleineren Fruchtkörper der Thallophyten. Um die Eigenartigkeit dieser Sporenfrucht auch äußerlich zu betonen und jede falsche Analogie[2]) auszuschließen, hat Sachs für sie den Namen Sporogonium vorgeschlagen.

Die der Spore durch Vermittelung eines Vorkeims entsprossene Geschlechtsgeneration der Muscineen ist entweder ein blattloser, flacher (bei Riella wendeltreppenartig gewundener) Thallus, wie bei vielen Lebermoosen, oder ein belaubter, oft vielfach verzweigter, dünner Stengel, in beiden Fällen, die durch sanft abgestufte Übergänge verbunden sind, werden gewöhnlich zahlreiche haarförmige Wurzeln (Rhizoiden) gebildet, welche den Thallus[3]) oder den Stamm an die Unterlage befestigen. In manchen Fällen

---

1) Vgl. meine Bearbeitung der Muscineen in Schenk's Handbuch der Botanik II. Bd. p. 315—402.

2) Unrichtig wäre es, z. B. die Moosfrucht mit der Sporenfrucht der Marsiliaceen oder der Frucht der Phanerogamen für morphologisch äquivalent zu halten.

3) Der Thallus resp. thallusähnliche Stamm vieler Lebermoose wurde früher als »frons« (Laub) bezeichnet, ein Ausdruck, der, als mit Thallus durchaus synonym, überflüssig erscheint.

erreicht dieser Vegetationskörper kaum 1 mm Länge, in anderen aber erhebt er sich zu reich gegliederten Formen von 10—30 cm Länge und selbst mehr; die Lebensdauer desselben ist nur bei einigen und den kleinsten auf einige Wochen oder Monate beschränkt, bei den meisten ist sie sozusagen eine unbeschränkte, indem der Thallus oder der blättertragende Stamm an der Spitze oder durch Erneuerungsprozesse (Innovationen) beständig fortwächst, während die ältesten Theile von hinten absterben. Dadurch werden auch die Zweige schließlich zu selbständigen Pflanzen; dies, sowie die Vermehrung durch Brutkörner, Ausläufer, abfallende Zweigknospen, die Umwandlung der Rhizoiden in Vorkeime (bei Laubmoosen) u. s. w. trägt nicht nur dazu bei, die Zahl der Individuen auf ungeschlechtlichem Wege außerordentlich zu vermehren, sondern es ist auch die nächste Ursache des geselligen Wuchses dieser Pflanzen; viele Laubmoose, selbst solche, die nur selten sich befruchten, können auf diese Weise dichte und über weite Landstrecken hin ausgedehnte Rasen bilden (Sphagnum, Hypnum, Mnium u. a.).

Die Geschlechtsorgane werden als Antheridien und Archegonien bezeichnet; das fertige Antheridium ist ein kurz oder lang gestielter Körper von sphärischer, ellipsoidischer oder keulenförmiger Gestalt, dessen äußere Zellschicht eine sackartige Wandung bildet, während die darin enthaltenen kleinen und sehr zahlreichen, dicht gedrängten Zellen je ein Spermatozoid entwickeln; durch Zerreißung der Antheridiumwand am Scheitel werden die Spermatozoiden frei: sie sind schraubig gewundene Fäden mit dickerem Hinterende und fein zugespitztem Vorderende, an letzterem sitzen zwei feine lange Cilien, deren Schwingungen die Bewegung der Spermatozoiden vermitteln. — Die weiblichen Organe, die man seit Bischoff Archegonien nennt, sind im befruchtungsfähigen Zustand flaschenförmig auf schmaler Basis ausgebaucht und oben in einen langen Hals auslaufend. Das Gewebe der Bauchwand umschließt die Centralzelle, aus deren unterem, größerem Theil die Eizelle entsteht[1]). Oberhalb derselben beginnt eine centrale Reihe von Zellen, welche den Hals durchsetzt und sich bis unter die am Scheitel desselben liegenden Deckzellen fortsetzt. Die Zellen dieser axilen Reihe, die sog. Kanalzellen, werden vor der Befruchtung desorganisirt, in Schleim verwandelt, der endlich hervorquellend die vier Deckzellen des Halses aus einander drängt; so entsteht ein offener Kanal, der bis zur Eizelle hinabführt und den Spermatozoiden das Eintreten in diese gestattet.

Der Ursprung der Geschlechtsorgane der Muscineen ist ein bei den einzelnen Formen verschiedener; abgesehen von den thallosen Formen der Lebermoose, wo sie aus Oberflächenzellen des Thallus oder thallusähnlichen niederliegenden Stammes hinter dem fortwachsenden Scheitel oder auf besonderen metamorphosirten Zweigen (wie bei vielen Marchantieen)

1) Die Archegonien sind also etwas complicirter gebaute Oogonien.

entstehen, können bei den blättertragenden Jungermannieen sowohl wie bei den Laubmoosen nicht nur die Antheridien, sondern auch die Archegonien aus der Scheitelzelle des Sprosses hervorgehen oder aus Segmenten derselben sich bilden; sie können in diesem Falle an Stelle der Blätter, oder von Seitensprossen oder selbst von Haaren stehen; so erscheinen die Antheridien bei Radula in den Blattaxeln, bei Sphagnum an Stellen wo sonst Äste entstehen, als Scheitelgebilde und später an Stelle von Blättern bei Fontinalis; ebenso entsteht das erste Archegonium fertiler Sprosse von Andreaea und Radula aus der Scheitelzelle, die späteren aus den letzten Segmenten derselben, und ebenso ist es wahrscheinlich bei Sphagnum.

Antheridien und Archegonien werden gewöhnlich in größerer Zahl, dicht neben einander erzeugt, bei den thallosen Formen der Lebermoose meist von späteren Auswüchsen des Thallus umhüllt; bei den blättertragenden Jungermannieen und Laubmoosen werden mehrere Archegonien gewöhnlich von einer aus Blättern gebildeten Hülle umstanden, die man Perichaetium nennt; bei den Laubmoosen wird meist auch eine männliche Blüthe (zuweilen eine gemischte) auf diese Weise gebildet, während die Antheridien der Jungermannieen und Sphagnen vereinzelt stehen. Häufig, zumal bei den blättertragenden Formen, bilden sich in der männlichen und weiblichen Blüthe neben den Geschlechtsorganen Paraphysen, gegliederte Fäden oder blattähnliche schmale Zellflächen. Außer den genannten Umhüllungen ist bei den Lebermoosen (nicht bei den Laubmoosen) oft noch ein sog. Perianthium vorhanden, welches neben der Basis der Archegonien als Ringwall heranwächst und sie schließlich als offener Sack umgiebt.

Die ungeschlechtliche Generation, das Sporogonium (die Moosfrucht), entsteht aus der befruchteten Eizelle im Archegonium; unter wiederholten Zelltheilungen wird es zunächst in einen ovoidischen Embryo umgebildet, der an seinem dem Archegoniumhals zugewendeten Pol, dem Scheitel, fortwächst.

Das Sporogonium lebt zum allergrößten Theil auf Kosten des Vegetationskörpers, an welchem das befruchtete Archegonium sitzt, es ist im physiologischen Sinne die ungeschlechtliche Generation, das Sporogonium, ein Parasit der geschlechtlichen. Der Archegoniumbauch, in welchem die Eizelle liegt, erweitert sich, dem Wachsthum des Embryo folgend, und wird in diesem Zustand als Calyptra bezeichnet. Bei Riccia, der niedersten Form einer Lebermoosreihe, der der Marchantiaceen, bleibt das Sporogonium zeitlebens in der Calyptra eingeschlossen. Die Sporen werden frei, indem der Thallustheil, in welchem das Sporogonium eingesenkt ist, verwittert. Aber auch bei anderen Lebermoosen bringt der Embryo, das junge Sporogonium, den größten Theil seines Daseins im Archegonienbauche zu. Bei Pellia epiphylla z. B., einer unserer häufigsten einheimischen thallosen Jungermannien, erfolgt die Reife der Geschlechtsorgane und die Befruchtung im Mai. Der Embryo braucht zu seiner Ausbildung den ganzen Som-

mer, im Herbst ist er im Wesentlichen fertig, um dann im nächsten Frühjahr nach plötzlicher energischer Streckung des Stieles die Calyptra zu durchbrechen und die Sporen auszustreuen, ein Vorgang, der binnen wenigen Tagen sich abspielt. Bei Anthoceros führt das Sporogonium kein so ephemeres Leben, es besitzt nämlich an seiner Basis interkalares Wachsthum: während oben reife Sporen ausgestreut werden, bilden sich unten neue, und dieser Entwicklungsgang kann lange fortgehen, es giebt ausländische Arten, welche Sporogonien von 7 cm Länge besitzen. Während bei den Lebermoosen die Calyptra also durchbrochen wird und als scheidige Hülle an der Basis des Sporogoniums stehen bleibt, reißt der langgestreckte, spindelförmige Laubmoosembryo die Calyptra an deren Basis ab und hebt sie so auf verschiedene Weise als Mütze auf seinem Scheitel empor. Es braucht das Sporogonium einzelner Laubmoose zu seiner Entwicklung länger als ein Jahr (Polytrichum-Arten, Hypnum crista castrensis).

Die Aufgabe der Sporogonien ist es zunächst, Sporen zu produciren. Am einfachsten geschieht dies bei Riccia, hier gestaltet sich der Embryo zu einem kugeligen Zellkörper, dessen sämmtliche Zellen, mit Ausnahme der peripherischen Wandschicht, zu Sporenmutterzellen werden, aus denen je vier Sporen hervorgehen. Bei den höher stehenden Formen aber unterscheidet man am Sporogonium einen Fuß, resp. einen Stiel, der sich häufig ins Gewebe des Vegetationskörpers einbohrt, und eine Kapsel, welche die Sporen bildet. Die Differenzirung innerhalb der Kapselanlagen in die Zellen, aus welchen die Sporenmutterzellen hervorgehen, und die, welche zur Wandbildung oder sonstwie verwendet werden, erfolgt sehr früh. Denjenigen Zellcomplex, aus dem die Sporenmutterzellen hervorgehen, bezeichne ich hier, wie bei den Gefäßkryptogamen, als Archesporium. Es ist dasselbe meist eine Zellschicht, bei manchen Jungermannieen besteht es nach Leitgeb's Angaben aus einigen über einander gelagerten Zellschichten. Bei Riccia und den Laubmoosen gehen aus dem Archespor nur Sporenmutterzellen hervor. Bei der Mehrzahl der Lebermoose aber bleibt eine Anzahl der Zellen steril und diese fungiren entweder nur als »Nährzellen« der Sporenmutterzellen, welch letztere die in ersteren aufgespeicherten Stoffe allmählich aufzehren (Beispiel: Riella), oder sie gestalten sich zu spindelförmigen mit schraubenförmigen Verdickungen versehenen Schleudern oder Elateren, welchen die Auflockerung des Sporencomplexes bei der Aussaat zukommt.

Die Sporen der Muscineen entstehen je zu vier (nach vorausgegangener Zweitheilung des Kernes) durch Viertheilung von Mutterzellen, die vorher unter sich und mit den umgebenden Zellschichten gewebeartig verbunden waren, sich aber noch vor der Sporenbildung isolirten. Die reifen Sporen zeigen eine dünne, mit kleinen Excrescenzen versehene Cuticula (Exosporium), welche bei der Keimung von der inneren Zellhautschicht

(dem Endosporium) durchbrochen wird. Ihr Inhalt besteht, neben farblosem Protoplasma, aus Chlorophyllkörnern, Stärke und fettem Öl.

Die Gewebebildung bei den Muscineen ist keine so mannigfaltige wie bei den Thallophyten. Während die complicirteren Gewebekörper der letzteren entweder durch Verflechtung resp. Verschmelzung ursprünglich getrennter Elemente oder durch Zellfächerung zu Stande kommen, treffen wir bei den Muscineen nur den letzteren Modus, der von hier an der einzige bleibt. Die anatomische Gliederung ist aber noch eine sehr einfache: entweder sind alle Zellen der Vegetationskörper gleichartig, wie bei manchen thallosen Jungermannien, oder es differenzirt sich ein assimilatorisches Gewebesystem von einem leitenden, wie bei den Marchantiaceen. Das Stämmchen der beblätterten Formen zeigt meist eine verdickte Rindenschicht und bei den Laubmoosen häufig einen axilen Strang gestreckter Zellen, wie er auch die »Mittelrippe« vieler thallosen Formen durchzieht. — Bei den höchst entwickelten Formen setzen sich von den Blattrippen ausgehende Stränge enger Zellen an den Stammstrang an. Eigenthümliche Schleimgänge finden sich im Thallus von Fegatella, gestreckte isolirte Faserzüge in dem von Preissia, beide Gattungen der Marchantiaceen.

Systematische Charakteristik der Muscineen.

Die Geschlechtsgeneration entwickelt sich aus der Spore, nach vorausgegangener Bildung eines von der an ihm entstehenden Pflanze oft (bei vielen Lebermoosen) nicht scharf abgegrenzten Vorkeims; sie ist der meist langlebige, sich selbst ernährende Vegetationskörper dieser Pflanzen, der entweder einen dichotomisch verzweigten flachen Thallus oder einen fadenförmigen, zwei- bis vierreihig beblätterten Stengel darstellt. Gefäßbündel (Fibrovasalstränge) werden nicht erzeugt. Die Archegonien und Antheridien sind, mit Ausnahme der einfachsten thallosen Formen, gestielte, freie Gewebekörper, wenn auch zuweilen durch nachträgliche Wucherung benachbarter Gewebemassen in diese eingesenkt. Die Centralzelle des Archegoniumbauches erzeugt durch Verjüngung ihres Protoplasmakörpers zu einer Primordialzelle das Ei. Die Spermatozoiden sind schraubig oder spiralig gewundenene Fäden mit zwei Cilien am vorderen spitzen Ende. — Die zweite, ungeschlechtliche Generation, das Sporogonium, entsteht aus dem Ei innerhalb des lebhaft mitwachsenden Archegoniumbauches, der sich so zur Calyptra umbildet. Das Sporogonium wird von der Geschlechtspflanze ernährt, ist also unselbstständig und erscheint äußerlich als Anhängsel derselben; gewöhnlich ist es eine gestielte Kapsel, in welcher (mit Ausnahme von Archidium) immer ein Archespor sich differenzirt, aus welchem direkt oder nach weiteren Theilungen die Sporenmutterzellen hervorgehen, aus denen dann die Sporen nach Viertheilung entstehen.

1) Lebermoose. Die erste geschlechtliche Generation entsteht aus der Spore unter Vermittlung eines meist kleinen unbedeutenden Vorkeims; sie entwickelt sich als dichotomisch verzweigter, flacher Thallus oder als fadenförmiger, zwei- bis dreireihig beblätterter Stengel; gewöhnlich ist dieser Vegetationskörper dem Boden oder einer sonstigen Unterlage breit aufgelagert, angeschmiegt, oder bei frei wachsenden Stengeln doch die Neigung zur Bildung einer Ober- und Unterseite deutlich ausgesprochen; der Wuchs ist daher immer entschieden dorsiventral, mit Ausnahme der thallosen Gattung Riella und der foliosen Haplomitrium. — Die zweite Generation, das Sporogonium, bleibt bis zur Sporenreife von der Calyptra umgeben; gewöhnlich wird diese endlich am Scheitel durchbrochen und bleibt als offene Scheide an der Basis des Sporongoniums sitzen, während die freie Sporenkapsel über ihrem Scheitel longitudinal aufspringt, um die Sporen zu entlassen. Die Sporenmutterzellen entstehen entweder aus sämmtlichen von der einschichtigen Kapselwand umgebenen Gewebezellen, oder es bilden sich gewöhnlich zwischenliegende Gewebezellen zu Elateren um.

2) Laubmoose. Die erste, geschlechtliche Generation entwickelt sich aus der Spore unter Vermittlung eines Vorkeims, der meist aus verzweigten Zellreihen besteht oder flächenförmig ist und oft lange Zeit selbstständig fortvegetirt, selbst dann, wenn er bereits durch seitliche Knospen beblätterte Moosstengel erzeugt hat. Der Vegetationskörper ist hier nirgends ein Thallus, sondern ein fadenförmiger zwei-, drei-, oder vielreihig beblätterter Stengel, meist ohne bestimmt ausgesprochene Bilateralität und gewöhnlich monopodial, niemals dichotomisch verzweigt. — Die zweite Generation, das Sporogonium, bildet sich nur anfangs in der Calyptra, später wird diese gewöhnlich unten (an der Vaginula) abgerissen und von dem Scheitel des Sporogoniums, diesen als Mütze bedeckend, emporgehoben; die erst jetzt sich ausbildende Kapsel erzeugt die Sporen aus einer inneren Gewebeschicht, während eine umfangreiche innere Gewebemasse steril bleibt und die Columella darstellt, die in der reifen Kapsel gewöhnlich nicht mehr deutlich, bei Archidium auch der Anlage nach nicht vorhanden ist. Die Kapselwand wird von einer kräftig ausgebildeten Epidermis umhüllt, deren oberer Theil gewöhnlich in Form eines Deckels von dem unteren (der Urne) sich ablöst, um die Sporen zu entlassen.

I. Die Lebermoose[1].

Der Vegetationskörper der Lebermoose ist mit Ausnahme zweier Gattungen (Riella und Haplomitrium) immer entschieden dorsiventral aus-

1) Mirbel, Recherches anat. et physiol. sur la Marchantia polymorpha, Mém. de l'Acad. des sciences de l'instit. de France. T. XIII, 1835. — Bischoff, Bemerk. über die

gebildet, seine freie, dem Lichte zugekehrte Seite ist anders organisirt, als die dem Substrat zugewandte, diesem oft dicht angeschmiegte Schattenseite.



Fig. 94. Riella helicophylla, Habitusbild (der aufrecht wachsenden) an ihrer Basis durch Rhizoiden befestigten Pflanze. Sie besteht aus einer Axe und dem wendeltreppenförmig dieselbe umgebenden »Flügel«. (Aus Exploration scientifique de l'Algérie).

Bei der Mehrzahl der Familien und Gattungen ist der Vegetationskörper eine breite, flache oder krause Gewebeplatte von einigen Millimetern bis mehreren Centimetern Länge. Im einfachsten Falle ist derselbe ein Thallus ohne alle Blattbildung oder blattähnliche Anhängsel, wie bei Anthoceros, Metzgeria, Aneura, Pellia u. a. Auf der Schattenseite treten Wurzelhaare auf und nahe am Scheitel bei den meisten Formen keulenförmige Papillen, welche die Funktion der Schleimabsonderung haben. Es quillt nämlich eine unter der dünnen Cuticula dieser Haare gelegene Schicht der Cellulosewand dieser Haare beträchtlich auf, die Cuticula wird gesprengt und der Schleim auf diese Weise auf den Vegetationspunkt ergossen, so dass derselbe von einer Schleimlage eingehüllt und so namentlich gegen das Austrocknen geschützt ist [1]. An Stelle dieser einfachen Haare finden sich bei anderen Formen lamellenförmige Auswüchse, die man als Schuppen bezeichnen kann, so bei den durch ihre höhere anatomische Differenzirung ausgezeichneten Marchantieen. Auch Blasia hat noch einen bandförmigen Stengel, der auf seiner Unterseite zwei Reihen von Unterblättern (Amphigastrien) in Form gezähnelter Schüppchen trägt. Außerdem aber finden sich hier zur Längsaxe des Stengels parallel eingefügte Blätter, die auf den ersten Blick als Abschnitte des flachen Stengels erscheinen und

---

Lebermoose, vorz. a. d. Gruppen der Marchantiaceen u. Riccien in Nova acta Akad. Leop. carol. 1835, Vol. XVI. p. 2. — Gottsche, Über Haplomitrium Hookeri, ebenda, Vol. XX. pars 2. — Naegeli, Zeitschr. für wiss. Bot. — Gottsche, Lindenberg u. Esenbeck, Synopsis hepaticarum, Hamburg, 1844. — Hofmeister, Vergl. Untersuch. 1851. — Kny, Entw. der laubigen Lebermoose, Jahrb. f. wiss. Bot. IV. p. 64 und Entw. der Riccien, ebenda, Bd. V, p. 359. — Thuret, in: Ann. des sc. nat. 1851, T. XVI, (Antheridien). — Strasburger, Geschlechtsorgane und Befruchtung bei Marchantia, Jahrb. f. wiss. Bot. VII, p. 409. — Janczewski, Vergl. Unters. über die Entwicklungsgesch. des Archegoniums, Bot. Zeit. 1872, Nr. 21 ff. — Leitgeb, Untersuchungen üb. die Lebermoose, Heft 1—6, 1874—1881. — Kienitz-Gerloff, Vergl. Unters. üb. die Entwicklungsgesch. des Lebermoossporog. Bot. Zeit. 1874 u. 1875.

1) Bei Anthoceros wird der Schleim nicht von den Haaren, sondern in Intercellularräumen der Thallusunterseite, die durch Spalten (Schleimspalten) nach außen münden. erzeugt; s. u.

früher auch so bezeichnet wurden. An sie schließt sich die Gattung Fossombronia an mit wenig verbreitertem, aber auf der Oberseite stark abgeflachtem Stengel, der auf seinen Flanken je eine Reihe schief gestellter Blätter trägt. Diese Formen werden als die thallosen (früher auch als frondose bezeichnet) zusammengefasst, im Gegensatz zu den in der Familie der Jungermanniaceen (zu denen auch die thallosen Formen Aneura, Blasia, Fossombronia etc. gehören) vorkommenden foliosen Lebermoosen, deren Vegetationskörper aus einem dünnen, fadenförmigen Stämmchen besteht, das scharf abgegliederte Blätter trägt (Jungermannia, Radula, Frullania etc.). Es finden sich drei Reihen dieser Blätter, zwei auf den beiden Flanken und eine auf der dem Substrat zugekehrten Unterseite. Diese letzteren, die Amphigastrien, sind kleiner als die anderen und zuweilen auf haarförmige Bildungen reducirt, oder sie fehlen ganz, wie z. B. bei Jungermannia bicuspidata u. a. Dass zwischen den foliosen und thallosen Formen sich sanft abgestufte Übergänge finden, wurde bereits hervorgehoben. Die Blätter aller Lebermoose sind einfache Zellflächen, denen selbst der bei den Laubmoosblättern gewöhnliche Mittelnerv immer fehlt. — Der anatomische Bau des Stämmchens resp. Thallus ist ein sehr einfacher. Eine vom unterliegenden Gewebe differenzirte Epidermis findet sich nur bei den Marchantieen, wo in derselben eigenthümliche Öffnungen, die Atemöffnungen, sich befinden. Eigenthümliche schleimabsondernde Spalten finden sich auf der Unterseite von Anthoceros. Im Übrigen beschränkt sich die Gewebedifferenzirung auf das Auftreten gestreckter Zellen in der Mittelrippe thalloser Formen (z. B. Blasia). Preissia besitzt verdickte Fasern, deren Enden sich nach Art der Sklerenchymfasern der höheren Pflanzen an einander legen, und Fegatella conica hat einen Thallus, der durchzogen ist von Strängen von Schleimzellen, die isolirt auch bei anderen Marchantieen vorkommen.

Aus der keimenden Spore gehen die Pflänzchen nicht direkt hervor, sondern zunächst ein einfacher gebauter Vorkeim, an welchem dann seitlich oder direkt seine Fortsetzung bildend die Geschlechtsgeneration hervorsprosst. Namentlich im letzteren Falle ist die Geschlechtsgeneration vom Vorkeim nicht so scharf abgesetzt, wie dies z. B. bei den Laubmoosen der Fall ist. Bei Aneura geht aus der keimenden Spore ein Schlauch hervor, der sich durch Querwände fächert. Sind einige derselben gebildet, so tritt in der Endzelle eine schiefe Wand auf, der sich eine zweite entgegengesetzt geneigte ansetzt, und damit ist die Scheitelzelle der Aneurapflanze gebildet. Die Sporen von Pellia (und theilweise die von Fegatella) legen die ersten Keimungsstadien schon innerhalb des Sporogons zurück (ganz ähnlich wie z. B. manche Flechtensporen innerhalb des Ascus), sie werden zu einem ellipsoidischen grünen Zellkörper, am einen Ende desselben befindet sich eine hellere Zelle, die zum ersten Rhizoid auswächst, während die Entwicklung des Pflänzchens am anderen Ende des aus der Spore her-

vorgegangenen Zellkörpers eintritt. Ähnlich verläuft die Keimung bei Radula und Frullania (foliose Formen). Die Sporen sind hier aber wie gewöhnlich vor der Keimung einzellig, es geht aus denselben eine kuchenartige Zellfläche, der Vorkeim, hervor, und aus einer Zelle am Rande desselben bildet sich die erste Knospe des Laubstengels. Ähnlich wie Radula verhält sich Frullania. Allein auch die übrigen foliosen Formen gehen aus thallosen Vorkeimen hervor. Bei Lophocolea und Chiloscyphus wachsen die mit einem feinkörnigen Exospor versehenen Sporen zu einem Schlauche aus, der durch Quertheilungen zu einer Zellreihe wird. An dem auf diese Weise gebildeten Zellfaden sind die ursprünglichen Wandstücke der Sporen an einer Endzelle oder einem Fadengliede zu erkennen. Die Sprossanlage bildet sich in der Endzelle des (zuweilen auch verzweigten) Zellfadens. Es tritt in derselben eine gegen die Fadenaxe geneigte Wand auf, wodurch die Bildung der (bei den foliosen Formen dreiseitig-pyramidalen) Scheitelzelle eingeleitet ist. Sehr beachtenswerth ist das Verhalten der Blattbildung: es treten nämlich zunächst nur die beiden seitlichen Blattreihen auf, erst später werden dann auch die Unterblätter (Amphigastrien) gebildet. Aber auch die seitlichen Blätter nehmen erst allmählich ihre definitive Form an, die ersten treten in Form von kurzen Zellreihen auf, die späteren gewinnen allmählich die Form der Blätter der ausgebildeten Pflanze. Diese Erscheinung — das Auftreten von einfacheren Blattformen bei der Keimung — ist eine auch bei den Phanerogamen weit verbreitete Erscheinung. Viele andere foliose Jungermannieen verhalten sich ähnlich wie Lophocolea, statt der Fäden tritt bei ihnen aber oft ein meist unregelmäßig gestalteter Vorkeimkörper auf. Die Marchantien bilden einen, dem Lichte entgegenwachsenden Keimschlauch, der an seiner Spitze anschwillt und sich senkrecht auf die Richtung des einfallenden Lichtes verbreiternd eine Keimscheibe bildet, aus Zellen des Randes derselben entwickelt sich das Pflänzchen.

Die Scheitelregion jedes Sprosses liegt bei den meisten thallosen Formen in einer vorderen Einbuchtung, die durch das raschere Längen- und Breitenwachsthum der rechts und links aus den Segmenten der Scheitelzelle (wo eine solche vorhanden ist) hervorgehenden Gewebezellen erzeugt wird, während die hinter der Scheitelzelle in der Mittellinie des Sprosses liegenden Gewebemassen langsamer in die Länge wachsen. Innerhalb dieser Einbuchtung findet auch die normale Verzweigung statt, welche in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle in einer Gabelung besteht. Der Scheitel verbreitert sich zunächst, dann sprosst in der Mitte desselben eine Gewebepartie hervor (M_1 M_2 Fig. 95), der sogenannte Mittellappen. Damit ist der ursprüngliche Vegetationspunkt in zwei neue getheilt, der Mittellappen vereinigt in sich die Anfänge der einander zugekehrten Seitenränder der beiden Tochtersprosse, die sich bei weiterem Wachsthum von einander trennen. Wenn die Gabelsprosse länger werden,

erscheint dann der Mittellappen als einspringender Rand der älteren Gabelung (*f* Fig. 96). Bei Symphyogyna und Umbraculum bilden sich Sprosse, die ebenfalls im Vegetationspunkt angelegt werden, auch auf der Bauch-

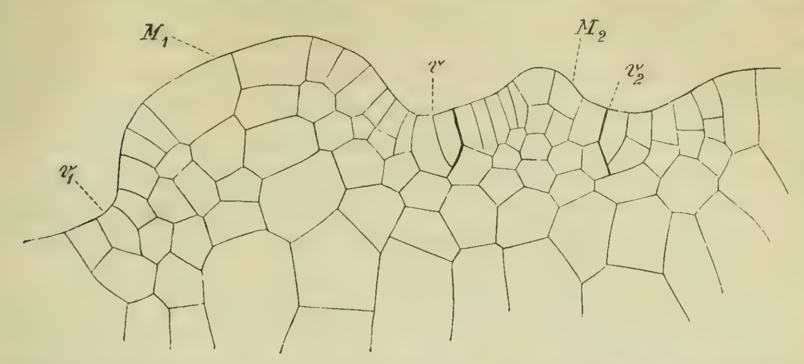


Fig. 95. Aneura multifida. Scheitel eines in Theilung, resp. Verzweigung begriffenen Thallus. v, v_1, v_2 Scheitelzellen der drei aus Verzweigung des primären Scheitels hervorgegangenen Sprosse, M_1 M_2 Mittellappen, welche die Sprossscheitel trennen.

(Unter-)seite des Thallus, und derselbe Vorgang findet sich bei vielen Marchantieen (vgl. unten). — Der fadenförmige Stengel der foliosen Jungermannieen endigt in einer Knospe als mehr oder minder vorspringender Vegetationskegel, mit stark ausgewölbter dreiseitig pyramidaler Scheitelzelle. Die Verzweigung ist hier durchgehends eine monopodiale und geschieht auf sehr mannigfaltige Art, auf die unten näher eingegangen werden soll.

Auch die Zellenanordnung im Scheitel ist eine nach den einzelnen Gattungen verschiedene. Während die foliosen Formen, wie erwähnt, durchgehends eine dreiseitig-pyramidale Scheitelzelle haben, finden sich bei den thallosen (z. B. Metzgeria, Aneura) häufig die sogenannte »keilförmige« Scheitelzelle und complicirtere Formen derselben, auf die hier nicht näher eingegangen werden kann, da sie nichts für die Charakteristik Wesentliches bieten.

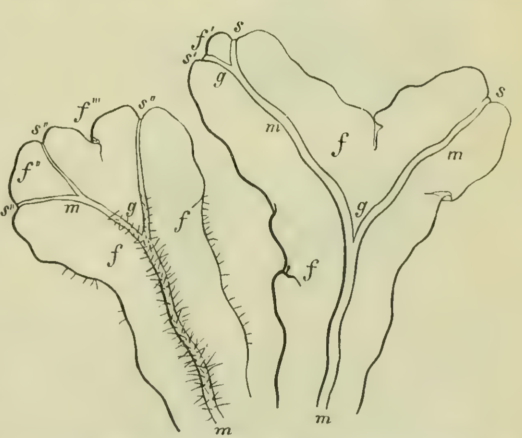


Fig. 96. Metzgeria furcata (etwa 10mal vergr.), rechts von der Oberseite, links von unten gesehen. *m* der Mittelnerv, *s*, *s'*, *s''* die Scheitelregion; *ff* flügelförmige, einschichtige Ausbreitung, *f'*, *f''*, *f'''* Entwicklung derselben bei der Verzweigung. (Mittellappen.)

Die ungeschlechtliche Propagation der Lebermoose wird oft durch das Absterben des Stammes von hinten her bewirkt, indem dadurch die Sprosse ihren Zusammenhang verlieren und selbstständig werden; Adventivsprosse

aus Zellen älterer Randpartien oder, wo (z. B. bei Metzgeria) eine solche vorhanden ist, der Mittelrippe lösen sich in ähnlicher Weise ab. Nach Leitgeb's Angaben können diese Adventivsprosse der Mittelrippe von Metzgeria auch endogen entstehen. Bei foliosen Formen finden sich Adventivsprosse auf älteren Blättern und an den Stämmchen. Häufig vorkommend und sehr charakteristisch ist die ausgiebige Propagation durch Brutknospen: nicht selten lösen sich einfach zahlreiche Zellen des Blattrandes folioser Jungermannieen (z. B. bei Madotheca) als Brutkörner ab, bei Blasia dagegen sowie bei Marchantia und Lunularia bilden sich auf der Oberseite (Lichtseite) der flachen Sprosse besondere Behälter, welche bei Blasia flaschenförmig, bei Marchantia breit becherförmig, bei Lunularia nur hinten von einem Gewebeauswuchs eingezäunt, mondsichelförmig sind. Aus dem Grunde dieser Behälter sprossen Papillen hervor, deren Endzelle sich zu einem platten Gewebekörper von beträchtlichem Umfange umformt, der die Brutknospe darstellt. Zwischen den letzteren finden sich keulenförmige Haare, deren Membranen zu einem Schleim aufquellen, welcher die Brutknospen schließlich aus ihrem Behälter herausdrängt. Bei Marchantia und Lunularia liegen rechts und links am Rande der linsenförmigen Brutknospe Einbuchtungen (Fig. 98 *VI*), aus denen die ersten flachen

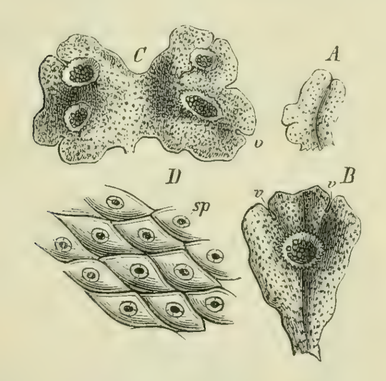


Fig. 97. Marchantia polymorpha, wenig vergrößert; *A*, *B* junge Sprossen, *C* die zwei aus einer Brutknospe enstehenden Sprosse mit Brutknospenbehältern; *v v* die eingebuchtete Scheitelregion; *D* ein Stück Epidermis von oben gesehen, *sp* Spaltöffnungen auf den rhombischen Feldern (stärker vergr.).

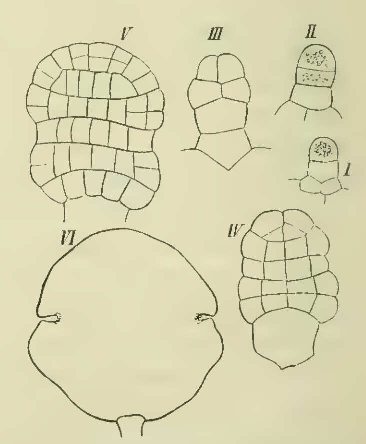


Fig. 98. Entwicklung der Brutknospen von Marchantia.

Sprosse entspringen, wenn die Brutknospen aus dem Behälter ausgefallen auf feuchtem Boden liegend vom Lichte getroffen werden.

Die Geschlechtsorgane bilden sich bei den thallosen Formen auf der Lichtseite (Oberseite), sie werden gewöhnlich in das Thallusgewebe versenkt, bei Anthoceros sitzen die Antheridien in vollkommen geschlossenen Höhlungen. Die Geschlechtsorgane sitzen entweder gewöhnlichen Sprossen oder besonders modificirten Zweigen auf, die nach Bildung der Geschlechts-

organe ihr weiteres Wachsthum einstellen. Besonders auffallend entwickelt sind diese Geschlechtssprosse bei vielen Marchantieen, z. B. Marchantia polymorpha. Es bilden sich hier besondere über den flachen liegenden Stamm emporstrebende (orthotrope) Sprosse von ganz eigenthümlicher Form, welche die Antheridien auf der Oberseite die (ursprünglich ebenfalls auf der Oberseite stehenden) Archegonien auf der Unterseite tragen, und so diöcisch oder monöcisch vertheilte »Inflorescenzen« darstellen. In einfacher Form treffen wir dieselben bei thallosen Jungermannieen, so z. B. bei Aneura. Hier bleiben Sprosse in ihrem Wachsthum zurück und kommen in Folge dessen seitlich und etwas auf die Bauchseite des Verzweigungssystemes zu stehen, sie produciren Archegonien oder Antheridien. Bei Metzgeria entspringen die Geschlechtssprosse aus der Mittelrippe, sie sind, um die auf ihrer Dorsalseite stehenden Geschlechtsorgane zu schützen, so sehr concav gekrümmt, dass sie das Aussehen einer blattartigen Hülle gewinnen. Die meisten anderen thallosen Formen schützen, wie erwähnt, die Geschlechtsorgane dadurch, dass sie dieselben durch Überwallungen des umliegenden Gewebes in Höhlen einsenken, die sich oft nur durch eine enge Mündung nach außen öffnen, wofür Fig. 99 als Beispiel dienen mag.

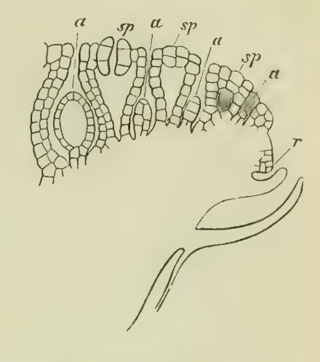


Fig. 99. Vorderrand des jungen männlichen Hutes von Marchantia polymorpha (300, nach HOFMEISTER); *r* der fortwachsende Rand, *a*, *a*, *a* die Antheridien in verschiedenen Entwicklungsgraden; *sp* die Spaltöffnungen über den Lufthöhlen zwischen den Antheridien.

Bei den foliosen Jungermannieen ist der Ursprung der Antheridien und Archegonien sehr mannigfaltig, und auch bei ihnen werden diese in verschiedener Weise umhüllt, worüber bei der Familiencharakteristik Weiteres nachzusehen ist.

Das Antheridium besteht im fertigen Zustand aus einem Stiel und dem kugeligen oder ellipsoidischen Körper; jener ist bei den in das Gewebe eingesenkten gewöhnlich kurz, bei den freien lang, aus 1—4 Zellreihen zusammengesetzt. Der Körper des Antheridiums besteht aus einer einschichtigen Wandung chlorophyllhaltiger Zellen; der ganze von dieser umschlossene Raum ist von den Spermatozoidmutterzellen dicht erfüllt; die Entleerung findet bei Zutritt von Wasser durch Auseinanderweichen der Wandungszellen am Scheitel statt, zuweilen, wie bei Fossombronia, fallen diese Zellen sogar aus einander. Die ruckweise in großer Zahl entleerten kleinen Spermatozoidmutterzellen vereinzeln sich im Wasser, die Spermatozoiden werden frei und erscheinen als dünne, 1—3 mal schraubig gewundene Fäden, am Vorderende mit zwei langen, sehr feinen Cilien versehen, mittels deren sie sich im Wasser rotirend und schwimmend bewegen. Gewöhnlich schleppen sie am Hinterende ein kleines zartes Bläschen nach.

Die Entwicklung der Spermatozoïden ist, soweit sie bis jetzt bekannt ist, mit der von Schmitz für Nitella u. a. beschriebenen übereinstimmend[1]; d. h. die Spermatozoïden gehen der Hauptsache nach aus dem Kern ihrer Mutterzelle hervor, der in seiner Peripherie sich verdichtet und in das Schraubenband des Spermatozoïds spaltet, während die mittlere, aufgelockerte Partie das erwähnte Bläschen darstellt.

Die Zelltheilungsfolge bei der Entstehung der Antheridien zeigt nach den Angaben der Beobachter Verschiedenheiten bei den verschiedenen Gattungen; jedoch stimmen sie darin überein, dass die Anlage der Antheridien immer in einer papillenförmigen Auswölbung einer Zelle besteht, die durch eine Querwand abgetrennt wird. Diese abgegrenzte Papille theilt sich abermals in eine untere und eine obere Zelle, von denen jene den Stiel, diese den Körper des Antheridiums (Wandschicht und Spermatozoiden) erzeugt.

Die Zelltheilungsfolge bei der Entstehung der Archegonien ist bei den verschiedenen Familien wesentlich dieselbe: gleich dem Antheridium tritt auch das Archegonium zunächst als papillenförmiger Auswuchs einer Oberflächenzelle hervor, die bei dem ersten Archegonium einer Inflorescenz von Radula die Scheitelzelle des Sprosses selbst ist. Diese Papille wird durch eine Querwand abgetrennt und ist bei Riccia selbst schon die Mutterzelle des ganzen Archegoniums; bei den anderen wird sie aber erst nochmals durch eine Querwand in eine obere und untere Zelle getheilt, von denen jene den Stiel oder Fuß, diese das Archegonium selbst bildet. Die Mutterzelle des Archegoniums zerfällt nun zunächst durch drei Längswände (zwei Antiklinen und eine Perikline) in drei äußere und eine sie überragende mittlere Zelle; die drei äußeren zerfallen zunächst durch radiale Längswände in (5 bis) 6 Hüllzellen, die mittlere aber theilt sich durch eine Querwand in eine obere sog. Deckelzelle und eine innere Zelle. Nachdem sich nun das Ganze etwas verlängert hat, zerfällt es in zwei Stockwerke, indem sowohl die 6 Hüllzellen wie auch die innerste Zelle durch je eine Querwand getheilt werden. Das untere Stockwerk wird zum Bauch, das obere zum Hals des Archegoniums. Die innere Zelle des Bauchs, die Centralzelle, vergrößert sich bedeutend, und durch eine Querwand entsteht aus ihr eine größere untere, die Eizelle, und eine kleinere obere, die Bauch-Kanalzelle. Unterdessen verlängert sich das obere Stockwerk von Zellen, der Halstheil des Archegoniums, und die mittlere Zelle zerfällt dabei in 4, 8, 16 enge lange Zellen, die Hals-Kanalzellen. Durch weitere Längs- und Quertheilungen in den äußeren Zellen des Bauches wird die ein- oder zweischichtige Bauchwand fertig, während durch Quertheilungen der peripherischen Halszellen die aus (5 bis) 6 Längsreihen bestehende Halswand gebildet wird, und die Deckelzelle in (5 bis) 6 Deckzellen des Halses zerfällt. — Während dieser Vorgänge wird auch die ursprüngliche Stielzelle des

1) Für Pellia vgl. Goebel a. a. O.

Archegoniums durch kreuzweise gestellte Längs- und durch Querwände getheilt. — Während sich in der Centralzelle die Eizelle verjüngt und contrahirt, quellen die Längswände der Halskanalzellen und die Querwand unter der Bauchkanalzelle zu Schleim auf, der das Protoplasma sämmtlicher Kanalzellen durch den geöffneten Deckel am Scheitel des Halses hinausdrängt (vgl. Fig. 100 und 101).

3) Die zweite Generation, das Sporogonium oder die Sporenfrucht, entsteht und bildet sich vollständig aus innerhalb des fortwachsenden Archegonienbauches, der von nun an den Namen Calyptra führt (nur bei den in den Thallus eingesenkten Archegonien von Anthoceros kommt es nicht zur Bildung einer eigentlichen Calyptra). Der Stiel des Sporogoniums drängt sich zuweilen in das Gewebe des Vegetationskörpers der ersten Generation ein. Es sprossen aus demselben besonders bei den Anthoceroteen Papillen hervor, die nach Art von Wurzelpapillen die Nahrungszufuhr besorgen.

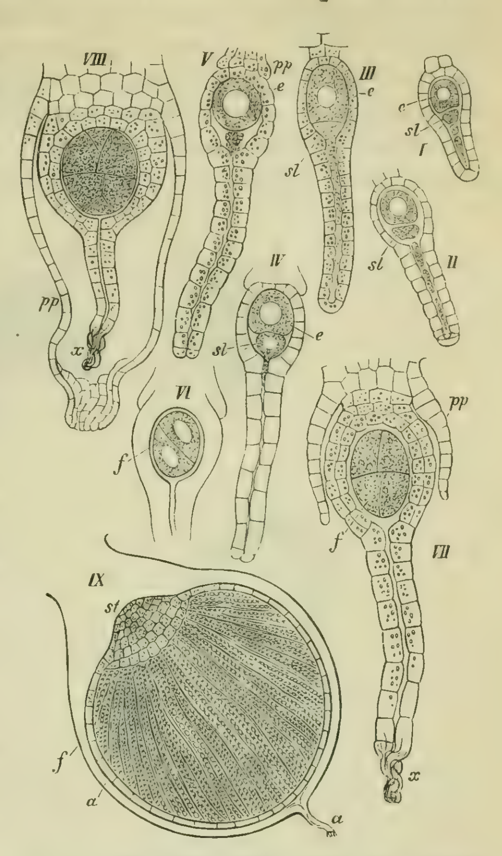


Fig. 100. Spätere Entwicklungszustände der Archegonien und Entstehung des Sporogoniums von Marchantia polymorpha (*I—VIII* 300mal, *IX* etwa 30mal vergr.). *I* und *II* junge Archegonien, *III*, *IV* nach Auflösung der axilen Zellenreihe des Halses; *V* eben zur Befruchtung bereit; *VII—VIII* nach der Befruchtung die Mündungszellen des Halses *x* erschlafft, der Embryo des Sporangiums *f* zeigt die ersten Theilungen; in diesen Figuren ist *sl* die unterste zuletzt verschleimende Zelle des axilen Stranges, die Bauchkanalzelle; *e* in *I—IV* die Centralzelle, *e* in *V* die unbefruchtete Eizelle; *pp* in *V*, *VII* und *VIII* das sich entwickelnde Perianthium. — *IX* das unreife Sporogonium in dem zur Calyptra ausgewachsenen Archegoniumbauch; *a* Hals des letzteren; *f* Wandung der Sporenkapsel, *st* deren Stiel; im Innern der Sporenkapsel sind die langen, strahlig angeordneten Fasern der jungen Elateren, dazwischen die Sporen.

Die äußere Form und Gliederung des Sporogoniums ist je nach den Gruppen sehr verschieden. Bei den Anthoceroteen ist es im fertigen Zustande eine langgezogene, aus dem Thallus hervorragende, zweiklappig aufspringende Schote, bei den Riccieen eine dünnwandige Kapsel, ganz mit Sporen erfüllt und sammt der Calyptra dem Thallus eingesenkt, bei den Marchantieen ist es eine kurzgestielte Kugel, die neben den Sporen noch Elateren einschließt und sich, unregelmäßig zerreißend oder durch einen Ringsschnitt, mit einem abfallenden Deckel öffnet, nachdem es die Calyptra durchbrochen hat. Bei

den Jungermannieen reift es ebenfalls innerhalb der Calyptra, durchbricht diese aber und erscheint nun als Kugel auf langem, zartem Stiele. Der Behälter besteht hier, wie bei den Marchantieen, und Riccieen im reifen Zustand aus einer Zellenschicht, zerreißt aber in vier, kreuzförmig gestielte Lappen, an denen die Elateren hängen bleiben. Dies sind hier, wie bei den Marchantieen, lange, spindelförmige Zellen, deren starke, farblose Außenschicht innen 1—3 braune Schraubenbänder als Verdickungen trägt.

Die Entwicklungsgeschichte des Sporogoniums zeigt bei den einzelnen Gruppen nicht unerhebliche Verschiedenheiten, die sich namentlich auf die

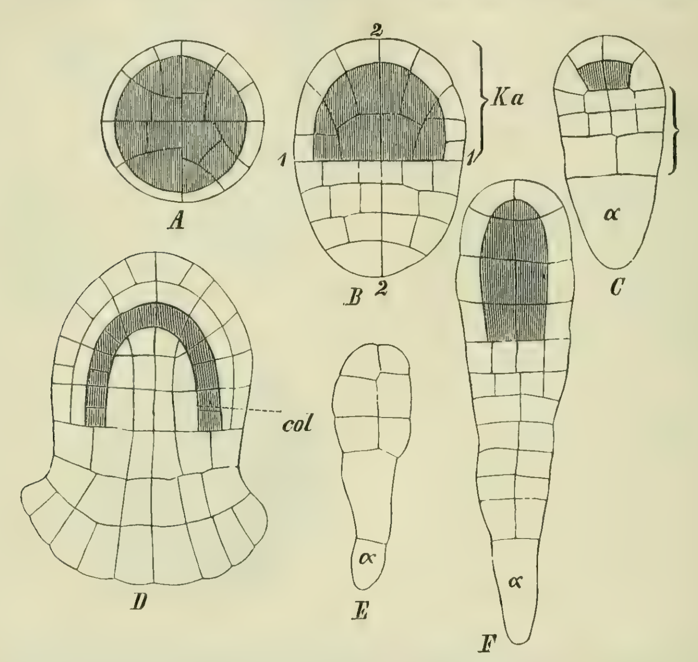


Fig. 101. Embryoentwicklung der Lebermoose, nach Zeichnungen von KIENITZ-GERLOFF und LEITGEB, mehr oder weniger schematisirt. Die Zellen, aus denen das sporenerzeugende Gewebe hervorgeht, sind schraffirt. *A* Riccia, mit Ausnahme der Wandschicht werden alle Zellen zur Sporenbildung verwendet; *B* Marchantia, durch die erste in der befruchteten Eizelle auftretende Wand (1) wird dieselbe in einen unteren zum Stiel und einen obern zur Kapsel werdenden Theil gesondert (*Ka*); *C* Pellia epiphylla, *α* Anhängsel des Embryos, das Archespor ist vierzellig (zwei Zellen sichtbar); *D* Anthoceros, das Archespor ist eine glockenförmige Zellschicht, *col* Columella; *E* Jungermannia bicuspidata; *F* Radula complanata, das Archespor ist mehr als vierzellig. — Die Klammer in Fig. *C* bezeichnet den Theil des Embryos, aus welchem der Sporogonienstiel hervorgeht.

Entstehung des sporenerzeugenden Gewebes, die Differenzirung des Archespors, beziehen, während in Bezug auf den Zellenaufbau der Embryonen im Allgemeinen Übereinstimmung besteht. Es findet sich dabei innerhalb der Lebermoosgruppe eine fortlaufende Reihe von den einfachen Embryonen, wie sie der Gattung Riccia zukommen, bis zu den höher entwickelten der Anthoceroteen. Die Embryonen von Riccia (Fig. 101 *A*) sind kugelig und zerfallen dementsprechend zunächt in acht Kugeloctanten. Nach Auftreten weiterer Zellwände wird dann eine peripherische Zellschicht, die

Wand des Sporogoniums, von dem centralen Gewebe abgegrenzt, welch' letzteres sich in seiner Totalität zu Sporenmutterzellen gestaltet, deren jede durch Theilung vier Sporen producirt. Die Kapselwand wird später resorbirt. Schon in der Reihe der Riccieen selbst aber finden sich weitere Differenzirungen. Sterile, nicht zur Sporenbildung verwendete Zellen, welche als Analoga der Elateren betrachtet werden können, finden sich bei Corsinia, und die Gattung Boschia hat unzweifelhaft Elateren. Bei den beiden letzgenannten Gattungen findet nun, wie bei den nahe verwandten Marchantieen, schon eine Sonderung des Sporogoniums in Stiel und Kapsel statt. Bei den Marchantieen wird diese Sonderung schon durch die erste in der befruchteten Eizelle auftretende Wand (die quer gestellt ist zur Axe des Archegoniums [Fig. 101 *B*]) eingeleitet, (nach den Angaben von Kienitz-Gerloff, bei den beiden genannten Riccieen ist dies nicht der Fall) aus der oberen, dem Archegonienhals zugekehrten Zelle geht die Kapsel, aus der untern der hier noch wenig umfangreiche Fuß hervor. Wie bei Riccia zerfällt der junge Embryo auch hier demnächst in Octanten, deren vier obere zur Kapsel werden. Diese besteht aus einer Wandschicht und den Innenzellen, aus denen die Sporen und Elateren hervorgehen. Die letzteren erhalten zugespitzte Enden und schieben sich zwischen die in einfachen oder doppelten Reihen liegenden Sporenmutterzellen ein. Bei den Jungermannieen wird die befruchtete Eizelle zunächst durch eine, zur Archegonienaxe rechtwinklige Wand in eine untere und eine obere Zelle zerlegt. Aus der letzteren allein gehen die Kapsel und der Stiel hervor, während die untere Zelle als Anhängsel (*α* Fig. 101) am Fuße des Sporogoniumstieles erscheint, wenn sie auch in manchen Fällen noch einige Theilungen erfährt. Ein etwas älterer Embryo zeigt in seinem obern Theil ein Zellgerüste, das aus einer Anzahl von Querscheiben, die aus je vier Zellen in Form von Cylinderquadranten bestehen, gebildet wird, während der Scheitel eingenommen ist von 4 Zellen in Form von Kugeloctanten. Aus den letzteren geht nun in den einfacheren Fällen (Pellia, Frullania, Lejeunia) die Kapsel hervor, indem durch vier perikline Wände eine Wandschicht von vier innern Zellen, dem Archesporium, getrennt wird (Fig. 101 *C*). In den meisten Fällen aber werden auch noch die den oberen vier Zellen angrenzenden Stockwerke in die Kapselbildung einbezogen. Der unter der Kapsel liegende Theil, in welchem noch eine Zerklüftung der Scheiben stattfindet, wird zum Kapselstiele, dessen basaler Theil oft zu einem verdickten Fuß anschwillt. Der Sporenraum gewinnt bei seinem weiteren Wachsthum kugelige Gestalt, bei der Reife streckt sich der Stiel sehr bedeutend und hebt die Kapsel empor. — Am Abweichendsten gestaltet sich die Embryoentwicklung von Anthoceros. Die ersten Stadien stimmen mit denen der Jungermannieen überein: der Embryo besteht aus 2—3 Stockwerken quadrantisch gelagerter Zellen. Aus dem untersten Stockwerk geht der Fuß hervor (ein Stiel wird hier nicht gebildet), aus den beiden resp. dem einen obern die Kapsel. Die Zellen

dieses Stockwerkes werden durch Periklinen in Innen- und Außenzellen zerlegt. Während nun aber bei den übrigen Lebermoosen die Außenzellen zur Wand, die Innenzellen zum Archesporium werden, ist dies bei Anthoceros nicht der Fall. Hier bilden vielmehr die Innenzellen einen Strang von sterilem Gewebe (*col* Fig. 101 *D*), die sogenannte Columella, das Archesporium aber wird von den Außenzellen durch weitere perikline Spaltung abgetrennt, und ist somit eine Zellschicht von Form einer nach unten, gegen den Fuß hin, offenen Glocke oder Kuppel entstanden, eine Form die unter den Laubmoosen bei den Sphagnaceen und Andreaeaceen wiederkehrt. In der Fig. 101 *D* hat sich die außerhalb des Archespors gelegene Schicht, die Wandschicht, noch einmal gespalten. Das weitere Wachsthum besteht nur in weiterer Ausbildung der so angelegten Gewebe. Die Sporogonien von Anthoceros zeigen aber die Eigenthümlichkeit, dass sie ein lange andauerndes interkalares Wachsthum an ihrer Basis besitzen. Der obere Theil der Kapsel kann schon lange geöffnet sein und seine Sporen entleert haben, während im untern noch nicht einmal Sporenmutterzellen angelegt sind. Die Kapsel erreicht bei A. giganteus eine Länge von 7 cm. Bei der Gattung Notothylas finden sich neben Kapseln, welche eine Columella besitzen, auch solche, bei welchen dies nur in weniger ausgesprochener Weise oder gar nicht der Fall ist; im letztern Fall bilden die sterilen Zellen ein den ganzen Innenraum der Kapsel erfüllendes Kammerwerk, in dessen Räumen die Sporenmutterzellen liegen. Durch die Bildung solcher columellaloser Kapseln schließt die Anthoceroteengattung Notothylas an die übrigen Lebermoose an, bei welchen es ebenfalls Formen giebt, bei welchen die sterilen Zellen der Kapseln nicht in Elateren ausgebildet sind, sondern als »Nährzellen« der Sporen funktioniren, zu deren Ausbildung die in ersteren aufgespeicherten Stoffe verwendet werden[1]. Kleinere Abweichungen in der Embryoentwicklung, welche namentlich durch die ungleichmäßige Entwicklung einzelner Theile hervorgerufen werden, müssen hier unberücksichtigt bleiben[2].

---

1) Die Anlage der Columella von Notothylas weicht aber von der von Anthoceros ab, indem dieselbe ein secundäres Differenzirungsprodukt innerhalb des Sporenraumes ist.

2) Überblickt man das oben Mitgetheilte, so lassen sich, wie Leitgeb gezeigt hat, bezüglich der Entwicklung und des Baues des Sporogons vier Typen unterscheiden:

1. Das Sporogon differenzirt sich in eine Wandschicht und einen nur von Sporen erfüllten Innenraum (Riccien im engern Sinn).

2. Die Zellen des Innenraums sondern sich in fertile (sporenbildende) und steril bleibende, als Nährzellen der Sporen fungirende (Corsinia, Riellen, Notothylas).

3. Die steril bleibenden Zellen des Innenraums werden zu Elateren umgebildet (die meisten Lebermoose).

4. Die Axe der Kapsel durchzieht ein Zellstrang, Columella, der von der sporenbildenden Schichte umgeben und überwölbt ist (Anthoceroteen, bezüglich Notothylas s. o.).

Die Lebermoose lassen sich in zwei Reihen eintheilen, denen es nicht an gegenseitigen Vermittlungsformen fehlt, nämlich

1) Jungermannieenreihe
   a) Jungermannieen
   b) Anthoceroteen;
2) Marchantiaceenreihe
   a) Riccieen
   b) Marchantieen.

1. Jungermannieenreihe.

a) Die **Jungermanieen** bilden sowohl nach der Zahl ihrer Arten, als nach der Häufigkeit ihres Vorkommens bei Weitem die zahlreichste Gruppe. Dass sich nach der Ausbildung ihrer Vegetationsorgane zwei Abtheilungen, die thallosen und die foliosen, unterscheiden lassen, wurde schon oben erwähnt und zugleich hervorgehoben, dass sich Übergangsformen zwischen beiden finden. Nach dem Auftreten der weiblichen Sexualorgane, der Archegonien, hat Leitgeb diese Jungermannieen in zwei Gruppen eingetheilt, in die akrogynen und die anakrogynen. Bei den ersteren ist mit dem Auftreten der Archegonien das Wachsthum des Sprosses abgeschlossen, die Archegonien bilden sich nämlich in unmittelbarer Nähe der Scheitelzelle, in vielen Fällen entsteht auch aus der Scheitelzelle selbst ein Archegonium. Hierher gehören alle beblätterten Formen mit Ausnahme des auch sonst abweichenden (radiär gebauten) Haplomitrium Hookeri. Bei den anakrogynen entstehen die Archegonien nicht auf dem Scheitel, oder in unmittelbarer Nähe desselben, sondern sie sind (mit Ausnahme von Haplomitrium) rückenständig, und der Spross wächst nach ihrer Anlegung gewöhnlich weiter, doch unterbleibt dies z. B. bei den verkürzten Geschlechtssprossen von Metzgeria und Aneura, ferner bei Blasia etc.

Die Geschlechtsorgane sind monöcisch oder diöcisch vertheilt und bilden sich bei den thallosen Gattungen auf der Rückenseite der Sprosse. Sie sind hier geschützt durch eine Hülle, die entweder von dem gekrümmten Tragspross selbst gebildet wird (Metzgeria), oder durch die aufgestülpten Seitenränder desselben, oder durch besondere Wucherungen des Thallus (Haplolaenen und Diplomitrien). Bei den foliosen (akrogynen) Jungermannieen entstehen die Geschlechtsorgane am Ende von Hauptsprossen oder besonderen kleinen Fruchtzweigen, die häufig auf der Bauchseite endogen angelegt werden. Die Antheridien sind gewöhnlich blattwinkelständig, einzeln oder zu mehreren. Die Archegonien erscheinen gewöhnlich in Mehrzahl am Gipfel der Sprosse, entweder an solchen, die weiter unten Antheridien tragen, oder an besonderen weiblichen Zweigen, die dann bei den Geocalyceen sich so aushöhlen, dass die Archegonien in eine tiefe krugförmige Höhlung versinken, ein Vorgang, der ungefähr mit der Bildung einer Feige verglichen werden kann; besonders auffallend findet dies bei Calypogeia statt (Fig. 103). Wo diese eigenthümliche Umhüllung der Archegonien nicht eintritt, da werden sie von den nächsten, benachbarten Blättern verhüllt (Perichaetium), und gewöhnlich wird außerdem ein Perianthium gebildet, welches als eine besondere hautartige Hülle die Archegonien umwächst. Genau beschrieben sind diese Vorgänge von Leitgeb an Radula complanata.

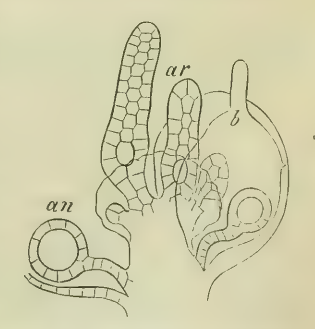


Fig. 102. Infloresccnz von Radula complanata (nach Hofmeister); *ar* Archegonien, *an* Antheridien, *b* Blatt.

Die Haupt- wie die Seitensprosse tragen in der Regel beiderlei Arten von Geschlechtsorganen; ein solcher Spross ist hier immer längere Zeit rein vegetativ, bildet dann einige Zeit Antheridien und schließt mit einer weiblichen Infloresccenz. Seltener kehrt er jedoch nach der Produktion von Antheridien wieder zur vegetativen Entwicklung zurück. Die Antheridien von Radula stehen einzeln in den Blattaxeln und sind in der Höhlung, welche der stark concave Unterlappen des Blattes bildet, vollständig eingeschlossen; sie entstehen aus der keulenförmigen Ausstülpung einer vor dem Blatt an der Basis desselben liegenden, der Stengelrinde angehörigen Zelle. — Der weibliche Blüthenstand von Radula steht immer am Ende des Haupt- oder eines Seitensprosses und enthält 3—10 Archegonien, umgeben von einem Perianthium, das wieder von zwei Blättern eingehüllt wird. Die ganze weibliche Inflorescenz (Archegonien sammt Perianthium) entwickelt sich aus der Scheitelzelle des Sprosses und den drei Segmenten des jüngsten Umlaufs. Die Archegonien entstehen aus der Scheitelzelle selbst und den akroskopen Theilen der seitlichen Segmente, deren basiskope Theile in Verbindung mit dem bauchständigen Segment zur Bildung des Perianthiums verwendet werden. Ihre Entwicklung wurde schon oben beschrieben.

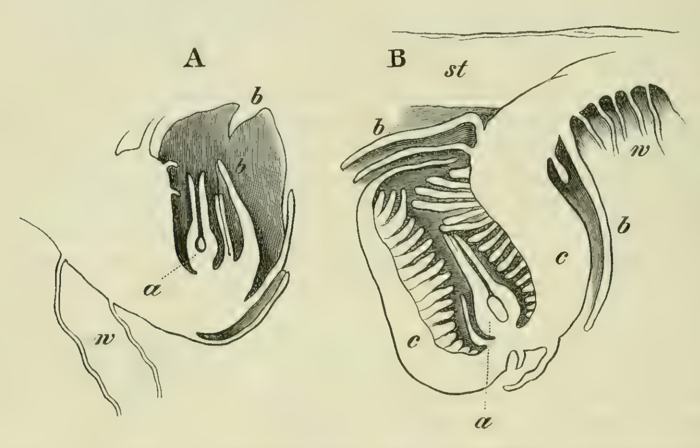


Fig. 103. Calypogeia Trichomanis (nach HOFMEISTER). Junge Fruchtäste im Längsschnitt, vergr. 200. *w* Rhizoiden, *a* Archegonien, *b* Blätter des Fruchtastes, *c* Wand des becherförmig gewordenen Fruchtastes, *st* Hauptstamm an welchem der Fruchtast als Zweig entspringt. Bei *A* ist der Fruchtast noch jung, er ist schräg in den Boden eingedrungen und hat sich dann aufwärts gekrümmt.

Die Verzweigung der thallosen Formen wurde oben schon kurz besprochen, die der foliosen Jungermannien ist eine sehr mannigfaltige. Dieselben besitzen durchgehends eine dreiseitige pyramidale Scheitelzelle, deren eine Fläche dem Substrat zugewendet ist. Die Scheitelzelle erzeugt drei Reihen von Segmenten, von denen zwei Reihen rückenständig und seitlich sind, während die dritte Reihe die Bauchseite des Stämmchens bildet. Bei den zweireihig beblätterten Arten entspringt jedem Segment der beiden seitlichen rückenständigen Reihen ein Blatt, bei den dreireihigen erzeugt außerdem jedes Bauchsegment ein solches, das jedoch kleiner und einfacher geformt ist und als Amphigastrium bezeichnet wird. Die Insertion der seitenständigen Blätter ist im fertigen Zustand schief zur Stammaxe, so dass je zwei derselben einen Winkel V mit ihren Insertionslinien bilden. Dies ist jedoch die Folge einer Verschiebung: nächst dem Axenscheitel stehen die Medianebnen der seitenständigen Blätter auf der Stammoberfläche senkrecht, ihre Insertionen sind, der Lage der seitenständigen Segmente entsprechend, quer gestellt. Vor dem Auswachsen eines seitlichen Segments zu einer Papille, aus der sich das Blatt bildet, theilt es sich durch eine Längswand in eine obere rückensichtige und eine untere

bauchsichtige Hälfte, deren jede nun eine Blattpapille bildet; daher kommt es, dass die Blätter der Jungermannieen gewissermaßen halbirt oder zweilappig sind; gewöhnlich spricht sich dies bei einfacheren Blättern durch eine mehr oder minder tiefe Einbuchtung des vorderen Randes aus, aber selbst wenn die Blätter wie bei Trichocolea vieltheilig sind, lassen sich die beiden durch die Anlage gesonderten Hälften noch erkennen. Häufig ist der Unterlappen des Blattes kleiner, eigenthümlich geformt, umgeschlagen, ausgehöhlt.

Bei der Verzweigung können wir solche Äste unterscheiden, die auf den Flanken des Stämmchens auftreten und unterhalb der Blätter stehen, und solche die auf der Bauchseite desselben, in der Axel der Amphigastrien (wo solche vorhanden sind) oder neben denselben sich finden. Die seitenständigen Zweige entspringen bei einer großen Zahl von Jungermannieen aus dem Segment an Stelle des untern, bauchsichtigen Lappens der Oberblätter. Zur Versinnlichung dieses merkwürdigen Verhaltens mag Fig. 105 dienen, wo die Scheitelansicht eines sich verzweigenden Sprosses schematisch dargestellt ist; *I, II . . . VI* sind die Segmente der Scheitelzelle *S* des Hauptsprosses, und zwar *II,*

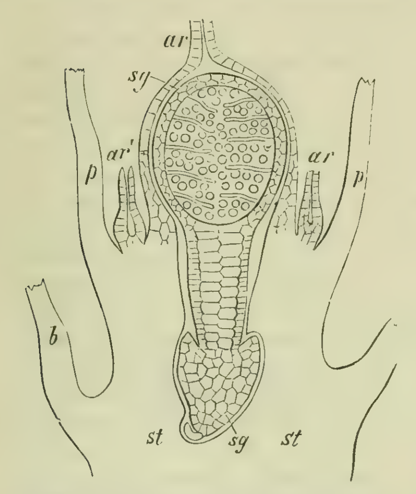


Fig. 104. Jungermannia bicuspidata, Längsschnitt des unreifen Sporogoniums *sg*, umgeben von der Calyptra *ar*; *ar'* unbefruchtet gebliebene Archegonien; *p* Basis des Perianthiums; *st* Stengel, *b* Blatt (nach Hofmeister).

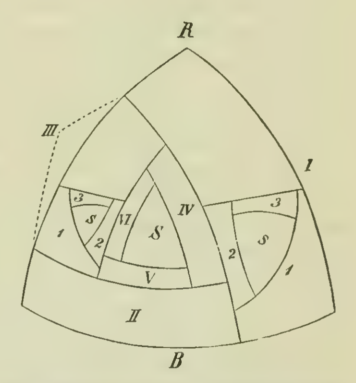


Fig. 105. Schema der Verzweigung solcher Jungermannieen deren Seitensprosse an Stelle des Unterlappens der Oberblätter auftreten, in der Scheitelansicht des Stammes; nach Leitgeb.

V Segmente der Bauchseite, *I, III, IV, VI* Segmente der Rückenseite; die beiden Segmente *I* und *III* sind bereits durch je eine Längswand in eine rückensichtige und eine bauchsichtige Hälfte getheilt und in der letzteren hat sich durch Entstehung der Wände 1, 2, 3 bereits die Scheitelzelle *s* je eines Seitensprosses constituirt, während die rückensichtige Hälfte dieser Segmente zu je einem halben Oberblatt auswächst; die anderen nicht sprossbildenden Segmente wachsen zu ganzen zweilappigen Blättern aus. So verhält sich die große Mehrzahl z. B. Frullania, Madotheca, Mastigobryum, Lepidozia, Jungermannia trichophylla, Trichocolea. — Bei Radula, Lejeunia u. a. wird die basale Segmenthälfte nicht in ihrer ganzen Höhe und vor Auftreten weiterer Zelltheilungen zur Astanlage verwendet, sondern es treten Zelltheilungen in derselben ein, und ein Theil der freien Außenfläche des Segments bildet in normaler Weise den Blattunterlappen, und nur aus dem basiskopen Theil derselben erfolgt Sprossbildung. Die entwickelten Sprosse sind daher immer am Grunde eines Seitenblattes, und zwar dem Blattunterlappen genähert, inserirt.

Die Äste, welche auf der Unterseite (Bauchseite) der Stämmchen entstehen, haben die Eigenthümlichkeit, dass sie meist endogen entstehen, indem sie nach den Angaben Leitgeb's aus Mutterzellen hervorgehen, die unter der Oberflächenzellschicht des Stämmchens liegen. Die so entstehenden Äste können sowohl akropetal als interkalar auftreten, sie sind bei einigen Formen die ausschließlichen Träger der Geschlechtsorgane (Mastigobryum, Calypogeia), bei andern werden sie zu Flagellen, peitschenförmige Äste, deren Blätter sehr klein bleiben und oft kaum angedeutet sind. Sie haben die Fähigkeit, längere Zeit im Ruhezustand zu verharren, um dann später aus älteren Stengeltheilen hervorzubrechen. — Bei Lophocolea bidentata geschieht die Zweigbildung fast ausschließlich aus der ventralen Sprosshälfte mit endogener Anlage der Äste, ebenso bei Jungermannia bicuspidata (wo auch exogene Astentstehung vorkommt): die Äste biegen sich hier herüber und stellen so das scheinbar fiedrige Verzweigungssystem dar. Bei derselben Pflanze wachsen an älteren Exemplaren Zellen der ventralen Segmente zu langen Schläuchen aus, an deren Spitzen sich Knospen bilden können. Auch auf Blättern bilden sich Adventivsprosse.

b) Die Anthoceroteen umfassen die Gattungen Anthoceros, Dendroceros und Notothylas. Die bei uns im Sommer auf lehmigem Boden wachsenden Anthoceros laevis und punctatus entwickeln einen völlig blattlosen, bandartig flachen Thallus, dessen ziemlich unregelmäßig ausgebildete Verzweigungen eine Kreisscheibe darstellen. Dendroceros besitzt eine mächtige Mittelrippe, an die sich beiderseits die einschichtige, am Rande kraus gefaltete Thallusfläche ansetzt. Bei Anthoceros (mit dem Notothylas übereinstimmt) ist der Thallus mehrschichtig. In den Thalluszellen bildet sich nur ein Chlorophyllkörper, der eine Amylumkugel einschließt und den Zellkern verdeckt. Auf der Unterseite des Thallus entstehen dicht hinter dem fortwachsenden Scheitel Spaltöffnungen, der Intercellularraum unter denselben ist mit Schleim gefüllt, die Spaltöffnungen sind hier also besser als Schleimspalten zu bezeichnen, da ihre Funktion in Schleimabsonderung besteht, was bei andern Lebermoosen durch am Scheitel befindliche Keulenpapillen geschieht. Die Bildung der Spalte erfolgt durch Spaltung der Membran zwischen zwei beliebigen Zellen des Thallus, es sind also keine besonders vorgebildeten Schließzellen vorhanden, wie bei den Farnen und Phanerogamen. In den Schleimhöhlen finden sich nicht selten Nostockolonien, durch welche die ersteren eigenthümliche Veränderungen erleiden. Die Infektion erfolgt an ganz jungen Organen, indem ein Nostocfaden durch die Spalte in die Schleimhöhle eindringt. Ist die Infektion erfolgt so beginnt in den umliegenden Zellen ein rascher Theilungsprozess, und die Spalte wird geschlossen. Die Wandzellen der Schleimhöhle aber wachsen in dem Maße, als sich Nostoc vermehrt, zu Schläuchen aus, die mit Nostoc in innige Berührung treten, und indem sie sich vermehren und theilen, den Anschein hervorrufen, als ob ein Parenchymgewebe vorhanden sei, in dessen Intercellularräumen Nostoc angesiedelt wäre (vgl. Blasia). Die Anthocerosarten sind monöcisch, Antheridien und Archegonien stehen in der Regel ohne bestimmte Ordnung durch einander. Die Antheridien sitzen immer anfangs in vollkommen geschlossenen Höhlungen, welche bei Dendroceros blasenförmig über die Thallusoberfläche hervortreten, bei den einheimischen Anthocerosarten und Notothylas aber ganz in den Thallus versenkt sind. Erst wenn die Chlorophyllkörnchen in den Antheridienwandungen sich gelb färben und ihre Spermatozoiden reif sind, zerreißt die Decke, und die Antheridien entlassen an der Spitze sich öffnend ihren Inhalt.

Die Entwicklung der Archegonien entspricht im Wesentlichen der der übrigen Lebermoose. Nur bleibt die Mutterzelle derselben im Thallusgewebe versenkt, und es ragt deshalb auch beim fertigen Archegonium der Halstheil nicht über den Thallus hervor (vgl. Fig. 106).

Die von den übrigen Lebermoosen abweichende Entwicklung des Sporogoniums wurde schon oben geschildert. Während sich der Embryo zu einem vielzelligen, unten

verbreiterten Körper umgestaltet, wächst das umgebende Gewebe des Thallus unter zahlreichen Theilungen zu einem aufwärts gewölbten Involucrum heran, welches später von dem sich verlängernden Sporogonium durchbrochen wird. Von dem Archespor werden steril bleibende Zellen abgeschnitten, die ein zusammenhängendes Netzwerk bilden. Bei Dendroceros und einigen ausländischen Arten sind diese sterilen Zellen Elateren, aus einer Reihe von Zellen zusammengesetzt und von einem breiten, braun gefärbten Spiralband durchzogen. — Die Zellen des Fußes sind zu Schläuchen ausgezogen, die in das benachbarte Thallusgewebe eindringen. — Das Sporogonium streckt sich, und bildet einen (bei den einheimischen Anthocerosarten) etwa 15—20 mm hohen Stift, dessen braune Wandung von oben nach unten fortschreitend in zwei Klappen aufspringt, deren Epidermis Spaltöffnungen besitzt. — Sehr charakteristisch ist das lange fortdauernde interkalare Wachsthum an der Basis der Sporogone. Bei Anthoceros findet man nie eigentlich ausgewachsene Kapseln, bei Notothylas dauert das basilare Wachsthum derselben nur kurze Zeit, so dass die letzteren nur eine geringe Länge erreichen. Auch in dieser Beziehung bildet also die Gattung Notothylas einen Übergang zu den Jungermannieen, wie dies auch in Bezug auf den Aufbau der Kapsel der Fall ist, indem, wie erwähnt, die für Anthoceros und Dendroceros charakteristische Columella sich hier entweder nicht findet, oder, wo sie auftritt, sich erst secundär innerhalb des Sporenraums differenzirt.

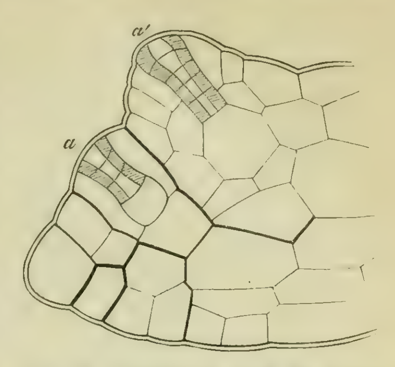


Fig. 106. Längsschnitt durch den Scheitel eines Archegonien (*a*) tragenden Thallusscheitels von Anthoceros (nach Leitgeb).

2. Marchantiaceenreihe.

Die Marchantieen im engern Sinn gehören mit den Riccieen, die man früher als selbstständige Familie betrachtete, wie Leitgeb neuerdings gezeigt hat, zu einer natürlichen Gruppe zusammen, deren beide Abtheilungen durch die Zwischenformen der Corsinieen (die Gattungen Corsinia und Boschia) verknüpft sind.

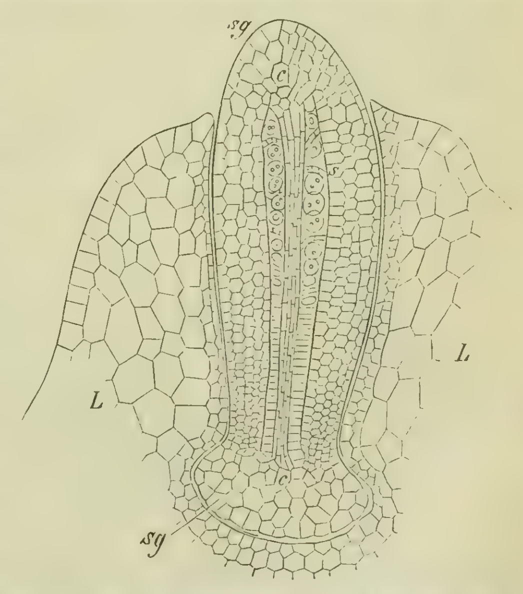


Fig. 107. Das junge Sporogonium *sg* von Anthoceros laevis, im Längsdurchschnitt, *L* das Involucrum; nach Hofmeister (150).

a) Die Riccieen bilden einen flachen, auf der Erde angewurzelten oder schwimmenden, dichotomisch verzweigten Thallus, dessen Scheitelzellen nach Kny zu mehreren neben einander in der vorderen Einbuchtung der Zweige liegend durch auf und abwärts geneigte Wände segmentirt, durch senkrechte Längswände vervielfältigt werden (Leitgeb nimmt hier wie in ähnlichen Fällen, z. B. Blasia, eine einzige, vierseitige Scheitelzelle an).

Die Unterseite des Thallus ist mit einer Längsreihe quergestellter Lamellen besetzt (bei R. crystallina fehlen sie), die aus Querreihen ventraler Außenzellen hervorgehen, später zerreißen diese Ventralschuppen der Länge nach und bilden zwei Reihen, zwischen ihnen stehen zahlreiche Wurzelhaare mit nach innen vorspringenden zapfenförmigen Verdickungen. Die Gattung Boschia stimmt in ihrer Schuppenbildung mit der der Marchantieen überein. Die Rückenseite des Thallus wird gebildet durch eine mehr oder weniger mächtige Lage chlorophyllhaltiger Zellen, die zwischen sich weitere oder engere mit Luft erfüllte Räume zeigen. Diese ganze Gewebelage kann mit Leitgeb als Luftkammerschichte bezeichnet werden. Bei den meisten Arten der Gattung Riccia verlaufen diese Kammern als enge Kanäle senkrecht auf die Rückenseite des Laubes, bei andern werden sie zu weiten Räumen (R. crystallina, fluitans). Im ersteren Falle setzen sie sich durch die Oberhaut fort und werden nur durch deren blasig aufgetriebene Zellen stellenweise verschlossen. Im zweiten Falle wird, in dem Maße, als es die successive Erweiterung des Luftraumes verlangt, durch Flächenwachsthum der Oberhautzellen eine Decke gebildet (R. fluitans), oder wo dies unterbleibt, münden die Lufträume in ihrer ganzen Weite nach außen (R. crystallina). Wie bei R. fluitans ist es auch bei R. natans, Oxymitra, Corsinia, Boschia und vielen Marchantieen, nur mit dem Unterschied, dass in der Decke über jeder Luftkammer eine Öffnung (Spaltöffnung) sich befindet, die der Anlage nach auch bei Riccia fluitans vorhanden, aber häufig nicht mehr zu erkennen ist. Die Entstehung dieser Luftkammern ist eine sehr eigenthümliche. Sie bilden sich nämlich nicht im Gewebe, durch Auseinanderweichen von Zellen, auch nicht durch eine von außen nach innen fortschreitende Spaltung, sondern sie stellen Einsenkungen der Oberfläche dar, die dadurch entstehen, dass bestimmte Punkte der Oberfläche durch rascheres Wachsthum benachbarter Partien überwachsen werden. Die so entstehenden grubenförmigen Vertiefungen werden später in Folge des an der Oberfläche sich vollziehenden Breitenwachsthums überdeckt (vgl. Fig. 112), doch bleibt in der Regel die Öffnung noch erhalten, die eben die »Spaltöffnung« der höher entwickelten Formen darstellt, auf deren Entwicklung bei Besprechung der Marchantieen näher eingegangen werden soll.

Auch die Geschlechtsorgane, die Antheridien und Archegonien, stehen in Gruben, die ganz ähnlich entstehen, wie die Lufthöhlen. Sie entstehen aus papillenartig hervorwachsenden jungen Epidermiszellen, die bei ihrer weiteren Ausbildung von dem umgebenden Gewebe überwallt werden (Fig. 108); über den sitzenden Antheridien bildet dieses Involucrum zuweilen einen hoch emporragenden Hals. Die Archegonien ragen zur Befruchtungszeit noch über die Epidermis hervor, werden dann überwallt und erzeugen aus ihrer Eizelle das kugelige Sporogonium, welches bei den einzelnen Gattungen die schon oben hervorgehobenen Differenzen in seiner Ausbildung zeigt. Bei Corsinia und Boschia stehen die Archegonien nicht einzeln, sondern in Ständen zusammen in grubenförmigen Vertiefungen. — Brutknospen finden sich bei den Riccieen nicht, dagegen treten auf der Ventralseite des Thallus nicht selten Adventivsprosse auf.

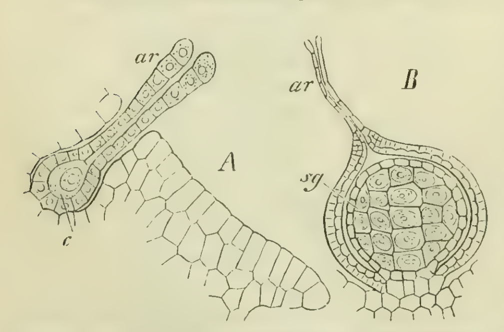


Fig. 108. Riccia glauca nach Hofmeister; *A* Scheitelregion im senkrechten Längsschnitt; *ar* Archegonium, *c* Eizelle (560). — *B* das unreife Sporogonium *sg* von der Calyptra umgeben, die noch den Archegoniumhals *ar* trägt (300).

b) Die Marchantieen haben einen auf der Erde ausgebreiteten flachen Thallus; dieser ist bandartig, dichotomisch verzweigt, mit Mittelnerv, immer mehrschichtig. Die

Unterseite ist mit zwei Reihen Schuppen besetzt (die hier aber nicht durch Zerreißung einer ursprünglichen Reihe entstehen, wie bei Riccia) und trägt zwei Arten von Wurzelschläuchen, einfache Schläuche und solche mit zäpfchenartigen Verdickungen (Fig. 109 *D*). Auf der Rücken- (Oberseite) liegt eine von Lufträumen durchzogene Gewebeschicht, die nach außen durch eine von Athemöffnungen durchbohrte Oberhaut abgeschlossen wird. Jede dieser Athemöffnungen steht bei Marchantia, Lunularia u. a. in der Mitte eines rhomboidalen Feldes (Fig. 97), diese Felder sind die Stellen der Epidermis, welche die Lufträume überwölbt, aus deren Boden (bei manchen auch aus den Seitenwänden und der Decke) die chlorophyllhaltigen Zellen confervenähnlich hervorsprossen, (Fig. 110 *chl*), während das übrige Gewebe chlorophyllfrei ist.

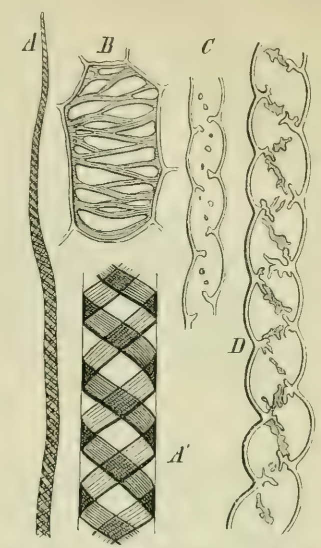


Fig. 109. Zellenformen von Marchantia polymorpha. *A* Stück einer Elatere mit spiraliger Verdickung der Innenwand, in *A'* ein Stückchen derselben stärker vergr., *C* und *D* Stückchen von Rhizoiden mit in den Innenraum vorspringenden Verdickungen, *B* Zelle des Thallus mit breiten Tüpfeln.

Die Athemöffnungen sind bei einigen Formen begrenzt von mehreren concentrischen Kreisen von Zellen, die sämmtlich in der Fläche der einschichtigen Oberhaut gelegen sind; so z. B. bei Fegatella (Fig. 112). Bei Preissia und Marchantia dagegen besteht die Öffnung aus einem Kanal, der aus mehreren Stockwerken ringförmig angeordneter Zellen besteht (Fig. 110), und derselbe Bau findet sich auch bei den Athemöffnungen der Fruchtköpfe, auch bei den Marchantieen, deren Thallus nur die »einfachen« Athemporen besitzt. In ihrer Entstehung stimmen die Luftkammern im Wesentlichen mit der der Riccieen überein. Es bilden sich hinter dem Scheitel Grübchen (Fig. 112 *lk*), die

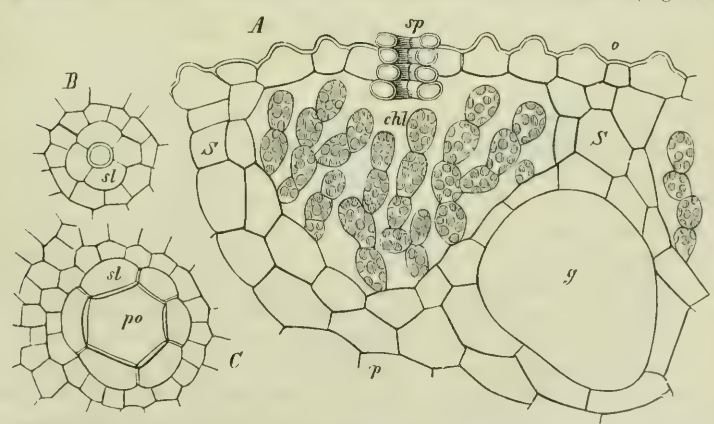


Fig. 110. Marchantia polymorpha. Theile eines jungen Fruchtträgers. *A* senkrechter Schnitt, *o* Epidermis, *S* Scheidewand zwischen den Luftkammern und ihren Chlorophyllzellen (*chl*), *g* eine Schleimzelle. *B* und *C* junge Spaltöffnung von oben, *po* Kanal (Porus) derselben.

ursprünglich nur durch eine Zelle von einander getrennt sind. Diese Grübchen vertiefen und erweitern sich bedeutend und werden durch die benachbarten Partien überwachsen. Die Zellen, welche die enge Mündung dieser Höhlen nach außen begrenzen, theilen sich bei Bildung der kanalförmigen Athemöffnungen parallel der Oberfläche und bilden so

den eigenthümlichen Athemapparat. Aus dem Boden der Höhlung sprossen dann bei Marchantia, Preissia etc. die chlorophyllführenden, gegliederten Zellfäden hervor, während die Gattungen Sauteria und Clevea solche nicht besitzen.

Das übrige Gewebe ist chlorophyllfrei und besteht aus langen, horizontal gestreckten, interstitienlosen Zellen (vgl. Fig. 111), deren Zellwände oft mit weiten Tüpfeln besetzt sind. Bei Preissia [1]) finden sich Züge von gleichmäßig verdickten langgestreckten Zellen, deren Wände tiefdunkel gefärbt sind. Eigenthümlich sind die Schleimorgane [1]), die in ihrer höchsten Entwicklung bei Fegatella vorkommen. Hier bilden sich nämlich Längsreihen von Zellen zu Schleimgängen um, indem sich ihre Membranen verdicken und endlich verschleimen, so dass die ganze Zelle von einer stark lichtbrechenden Gallerte ausgefüllt erscheint. Einzelne solcher Zellen finden sich im Thallus und den Fruchtsprossen der andern Marchantieen.

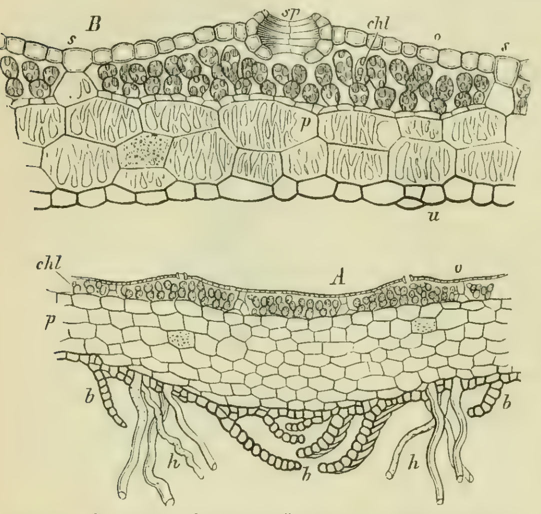


Fig. 111. Querschnitt durch den Thallus von Marchantia polymorpha. *A* mittlere Partie auf der Unterseite mit den Schuppen *b* und den Rhizoiden *h* (30). *B* Randpartie des Thallus stärker vergr. *p* farbloses, netzartig verdicktes Parenchym, *o* Epidermis der Oberseite, *chl* die chlorophyllhaltigen Zellen, *sp* Spaltöffnungen, *s* Scheidewände zwischen den Luftkammern, *u* untere Rindenschicht mit dunkel gefärbten Zellwänden.

Die Geschlechtsorgane der Marchantieen bilden monöcische oder diöcische Inflorescenzen, die auf verschiedene Weise gebildet werden. Die Antheridien von Clevea hyalina jedoch und Sauteria alpina stehen einzeln auf der Rückenseite gewöhnlicher Sprosse, wie bei Riccia. Bei Targionia werden die Archegonien am fortwachsenden Scheitel angelegt, der, wenn die Befruchtung unterbleibt, weiter wachsen kann. Die Archegoniengruppe wird durch das dorsale und seitliche Thallusgewebe überwallt. Die männlichen und weiblichen Inflorescenzen vieler Plagiochasmaarten, die männlichen Inflorescenzen von Fimbriaria und Peltolepis stehen auf scheibenförmigen Receptakeln zu mehreren hinter einander auf der Rückenseite des Thallus. Die männlichen und weiblichen Inflorescenzen von Fegatella, Preissia, Marchantia und Dumortiera dagegen werden von einem ganzen Verzweigungssystem gebildet. Der fertil werdende Scheitel theilt sich z. B. bei den Antheridienständen (Fig. 113) von Marchantia mehrmals hinter einander vor Anlegung der Antheridien, und der ganze so gebildete Complex von Scheiteln wird fertil. Im Centrum der Scheibe finden sich die älteren Antheridien, und von hier aus gegen die Peripherie, wo die Sprossscheitel liegen, Gruppen von successive jünger werdenden. Die Antheridien, obwohl aus Oberflächenzellen entstehend, sind der Oberseite des Receptakulums eingesenkt und vom umgebenden Gewebe überwallt. Auch die ersten Archegonien stehen ursprünglich auf der Oberseite des Hutes, sie werden aber bei dem weiteren Wachsthum der Inflorescenz (des Hutes) auf die Unterseite derselben gerückt (Fig. 114, 115). Zur Zeit der Befruchtung ist der Stiel der Inflorescenz noch sehr kurz und erst später streckt er sich, eine Einrichtung die jedenfalls wesentlich das Ausstreuen der Sporen erleichtert, da die Sporogone selbst sehr kurz gestielt sind, der

1) Goebel, Zur vergl. Anatomie der Marchantieen; Arb. des Bot. Instituts in Würzburg, II. Bd. p. 529.

Inflorescenzstiel hat also wahrscheinlich hier dieselbe Funktion wie der Sporogonstiel bei den Jungermannieen und Laubmoosen. Der dem Stiel aufgesetzten Scheibe entsprießen

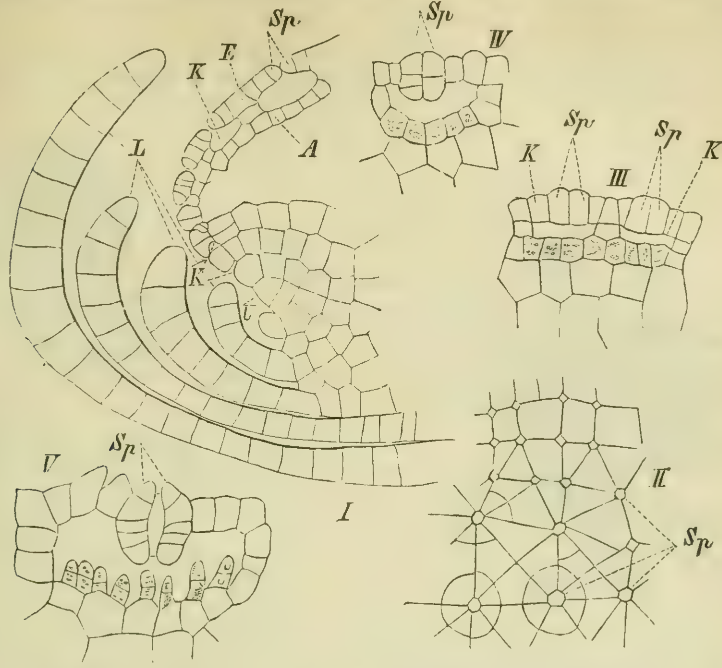


Fig. 112. *I*, *II* Fegatella conica (II nach LEITGEB, die übrigen Fig. nach der Natur). *I* Längsschnitt durch einen Thallusscheitel, *L* die Schuppen, (Lamellen) der Thallusunterseite, *K* die Luftkammern welche auf der Oberseite entstehen und allmählich überdacht werden, indem sich die Epidermis (*E*) bildet. *II* Flächenansicht eines Thallusstückes von oben. *III—IV* Marchantia polymorpha, Entwicklung der Spaltöffnungen auf einem Fruchthut im Längsschnitt. *Sp* die Zellen aus denen sich die tonnenförmige Spaltöffnung bildet, diese liegen anfänglich dicht aneinander, erst später zeigt sich zwischen ihnen der Ausmündungskanal der Luftkammer. Aus dem Boden derselben beginnen in *V* die chlorophyllführenden Zellen hervorzusprossen.

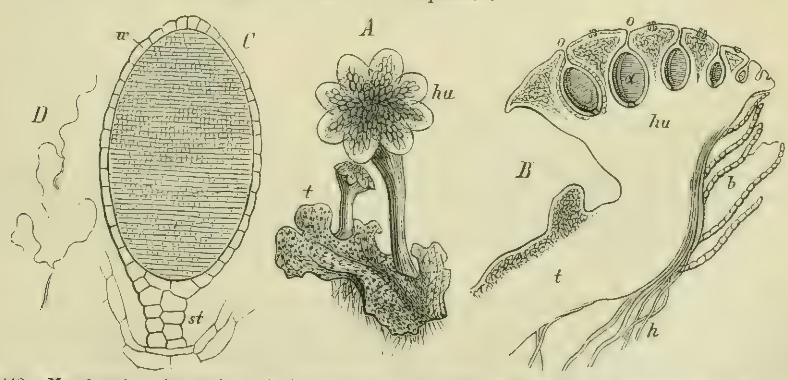


Fig. 113. Marchantia polymorpha. *A* ein horizontaler Zweig *t* mit zwei aufstrebenden Zweigen, welche Antheridienstände tragen (*hu*); *B* senkrechter Längsschnitt durch einen noch fortwachsenden Antheridienträger *hu* und den Theil des flachen Sprosses, aus welchem er entspringt; *b b* Schuppen, *h* Wurzelhaare in einer Bauchrinne des Antheridienträgers; *o o* die Öffnungen der Höhlen, in denen die Antheridien *a* sitzen. — *C* ein beinahe reifes Antheridium, *st* dessen Stiel, *w* die Wandung. — *D* zwei Spermatozoiden, diese 800mal vergr.

die Archegonien nach unten oder auswärts gekehrt. Mit der sehr verschiedenen Form des Archegonien tragenden Theils geht eine ebenso mannigfaltige Art der Umhüllung der

Archegonien durch Involucren oder Perianthien Hand in Hand. Da es nicht möglich ist, diese Verhältnisse in Kürze darzulegen, so mag die in dieser Hinsicht am vollkommensten ausgestattete Marchantia polymorpha als Beispiel dienen. Die Figurenerklärung wird hinreichen, wenigstens das Wesentlichste klar zu machen.

Die meist kurzgestielte Kapsel des Sporogoniums der Marchantieen enthält Schleuderzellen, die vom Grunde aus nach der Peripherie hin ausstrahlen (vgl. Fig. 100 *IX*); sie

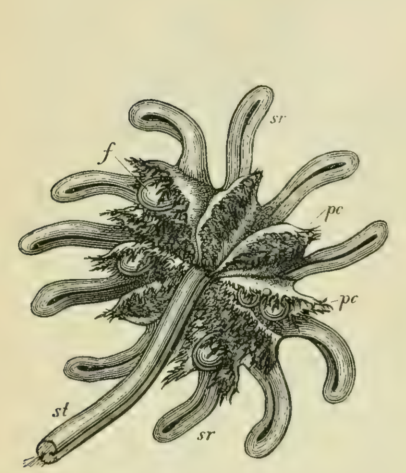


Fig. 114. Träger der weiblicen Inflorescenz von Marchantia polymorpha, von unten seitlich gesehen, etwa 6mal vergr.; *st* Stiel mit zwei Bauchrinnen; *sr* die strahligen Auswüchse des Trägers, *pc* die zwischen ihnen stehenden Hüllblätter (Perichaetium); *f* Sporogonien.

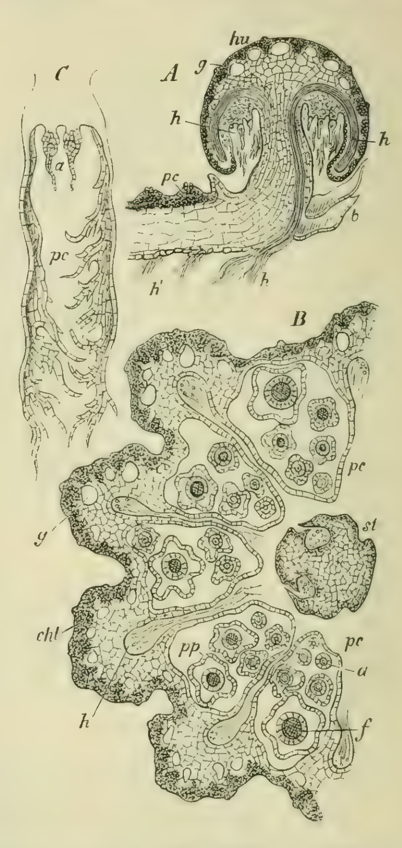


Fig. 115. Marchantia polymorpha. *A* senkrechter Längsschnitt durch einen weiblichen Hut *hu*; *bb* Schuppen, *h* Wurzelhaare in seiner Bauchrinne, *g* Schleimzellen zwischen den Lufthöhlen der Oberseite. — *B* Grundriss eines älteren Hutes (halb) und seines Stieles *st*; *chl* das chlorophyllhaltige Gewebe des Hutes, *g* große hyaline Zellen; *pe* die gemeinschaftlichen Hüllblätter (*pc* in Fig. 114), *a* unbefruchtete Archegonien, *pp* die Perianthien der befruchteten Archegonien. — *C* senkrechter Tangentialschnitt durch den Hut; *a* zwei Archegonien, *pc* gemeinsame Hülle der Archegonien (Perichaetium).

zerreißt entweder am Scheitel mit zahlreichen Zähnen, zuweilen vierlappig, oder es löst sich der obere Theil durch einen ringförmigen Riss als Deckel ab. Der eigenthümlichen Brutknospen und ihrer Behälter wurde schon oben gedacht.

Die Verzweigung des Thallus erfolgt entweder durch Gabelung (in derselben Weise wie bei den thallosen Jungermannieen) oder durch ventrale Sprossbildung. Je nach den Gattungen tritt die eine oder andere Verzweigungsform mehr hervor: so haben Marchantia, Lunularia, Fegatella eine reiche Bildung von Gabelzweigen, während die ventrale Sprossbildung fast ganz zurücktritt; bei Targionia und vielen Fimbriariaarten ist die letztere Verzweigungsform überwiegend, bei anderen wie Plagiochasma kommen beide

Arten ziemlich gleich häufig vor. Bei Preissia ist der sterile Thallus gabelig verzweigt, anders wenn eine Inflorescenz gebildet wird. Zur Bildung derselben werden hier schon die beiden ersten Gabelzweige einer Verzweigung verwandt (während bei Marchantia einer derselben als vegetativer Spross weiterwächst). Es wird nun unmittelbar unter dem Scheitel ein Ventralspross angelegt, der in der Richtung des Muttersprosses weiterwächst, wodurch »der gliederartig sprossende« Thallus dieser Gattung zu Stande kommt. — Bei Targionia und Sauteria alpina stehen die Antheridien regelmäßig auf Ventralsprossen.

II. Die Laubmoose[1]).

Die Spore erzeugt einen confervenähnlichen Vorkeim, das Protonema, aus welchem durch seitliche Sprossung die eigentliche Laubmoospflanze, mit Differenzirung von Stamm und Blatt entsteht, an der sich die Geschlechtsorgane bilden; aus der Eizelle des befruchteten Archegoniums geht das Sporogonium hervor, in welchem die Sporen aus einem kleinen Theil des inneren Gewebes entstehen.

Der Vorkeim der Geschlechtsgeneration, das Protonema, entsteht bei den typischen Laubmoosen als schlauchförmige Ausstülpung der inneren Sporenhaut, die sich durch Spitzenwachsthum unbegrenzt verlängert und durch schiefe, nach verschiedenen Richtungen geneigte Querwände gliedert; die Gliederzellen erfahren keine intercalaren Theilungen, bilden aber unmittelbar hinter den Querwänden Zweige, die sich ebenfalls durch Querwände gliedern und gewöhnlich ein begrenztes Spitzenwachsthum zeigen; sie können ihrerseits Verzweigungen höherer Ordnung produciren. Der dem Keimschlauch gegenüberliegende Theil des Endosporiums kann sich zu einem hyalinen Rhizoid entwickeln, welches in den Boden eindringt, oder es verhalten sich die beiden Zellschläuche gleich. Die Zellhäute der Protonemafäden sind anfangs farblos, die Hauptaxen aber legen

---

1) W. P. Schimper: Recherches anat. et physiol. sur les Mousses (Straßburg 1848). Lantzius Beninga: Beiträge zur Kenntniss des Baues der ausgewachsenen Mooskapsel, insbesondere des Peristoms (mit prächtigen Abbildungen) in Nova act. Leop. 1847. — Hofmeister: Vergleichende Untersuchungen 1851. — Derselbe in: Berichten der Kön. Sächs. Gesellsch. der Wiss. 1854. — Derselbe: Entw. des Stempels der beblätterten Muscineen (Pringsh. Jahrb. III). — Unger: Über den anat. Bau des Moosstammes (Sitz.-Ber. der Kais. Akademie der Wiss. Wien, Bd. 43, pag. 497. — K. Müller: Deutschlands Moose, Halle 1853. — Lorentz, Moosstudien (Leipzig 1864). — Derselbe: Grundlinien zu einer vergl. Anat. der Laubmoose (in Pringsheims Jahrb. für wiss. Bot. VI und Flora 1867). Leitgeb: Wachsthum des Stämmchens von Fontinalis antipyretica und von Sphagnum, sowie Entwicklung der Antheridien derselben (in Sitzungsber. der K. Akad. d. Wiss. Wien 1868 u. 1869). — Derselbe: Das Sporogon von Archidium, Sitz.-Ber. der Akad. 1879. — J. Kühn, Entwicklungsgeschichte der Andreaeaceen, Leipzig 1870 (Mittheilungen aus dem Gesammtgebiet der Botanik von Schenk und Lürssen Bd. I). — Janczewski, Entwicklung der Archegonien, bot. Zeit. 1872, No. 21 ff. — Kienitz-Gerloff, Unters. über die Entw. der Laubmooskapsel, Bot. Zeit. 1878.

sich auf den Boden oder dringen selbst in diesen ein, und dann nehmen ihre Häute eine dunkle Färbung an; die oberirdischen Gliederzellen entwickeln reichlich Chlorophyllkörner, das Protonema ernährt sich daher selbstständig durch Assimilation und gewinnt nicht nur bei manchen Gattungen eine bedeutende Größe, indem es Flächen von einem bis mehreren Quadratzollen mit seinen dichtverwirrten Fäden rasenartig überzieht, sondern auch seine Lebensdauer ist zuweilen eine sozusagen unbegrenzte; bei den meisten Laubmoosen verschwindet es allerdings, nachdem es die belaubten Stämme als Seitenknospen erzeugt hat, wo diese letzteren aber sehr klein bleiben und kurze Lebensdauer besitzen, wie bei den Phascaceen, Pottia, Physcomitrium u. a., da bleibt das Protonema auch dann noch

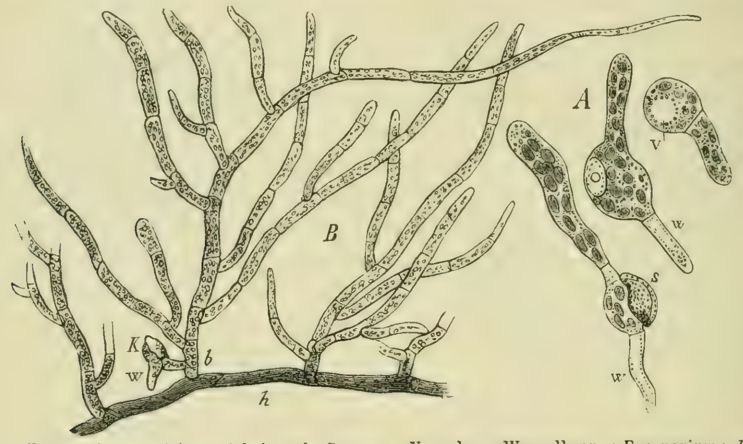


Fig. 116. Funaria hygrometrica. *A* keimende Sporen, *v* Vacuole, *w* Wurzelhaar, *s* Exosporium; *B* Theil eines entwickelten Protonemas, etwa 3 Wochen nach der Keimung; *h* ein niederliegender Hauptspross mit gebräunter Wandung und schiefen Querwänden, aus welchen die aufstrebenden begrenzten Zweige hervorgehen; bei *K* Anlage einer blättertragenden Axe mit Wurzelhaar *w* (*A* 550 mal, *B* etwa 90 mal vergr.).

lebenskräftig, wenn es die belaubten Pflanzen erzeugt hat, und wenn auf diesen das Sporogonium bereits ausgebildet wird; in solchen Fällen hat man gleichzeitig alle drei Formen des Entwicklungskreises im organischen Zusammenhange vor sich. Von den typischen Laubmoosen weichen die Sphagnen, Andreaeaceen und Tetraphiden, wie im Bau der Sporogonien, so auch in der Vorkeimbildung ab. Die Sporen der Sphagna erzeugen, wenigstens wenn sie auf fester Unterlage keimen, eine flächig ausgebreitete Gewebeplatte, die sich am Rande kraus verzweigt und die beblätterten Stengel erzeugt. Bei Andreaea theilt sich, nach Kühns Untersuchungen, der Inhalt der Spore noch innerhalb des geschlossenen Exosporiums in vier oder mehr Zellen, es entsteht also ein Gewebekörper, ähnlich wie in der Spore mancher Lebermoose (Radula, Frullania) [1]; endlich wachsen 1—3

1) Auch bei ächten Laubmoosen (Bartramia, Leucobryum, Mnium, Hypnum) tritt zuweilen die erste Querwand des Fadens schon innerhalb der Spore auf (Kühn).

peripherische Zellen zu Fäden aus, die sich auf der harten Gesteinsunterlage ausbreiten. Die Zweige dieses Protonemas können sich nun in dreierlei Weise weiter entwickeln, indem sie entweder außer den Quertheilungen auch Längstheilungen erfahren und so bandartige, unregelmäßig verzweigte Zellflächen darstellen, oder es treten außerdem noch Theilungen parallel

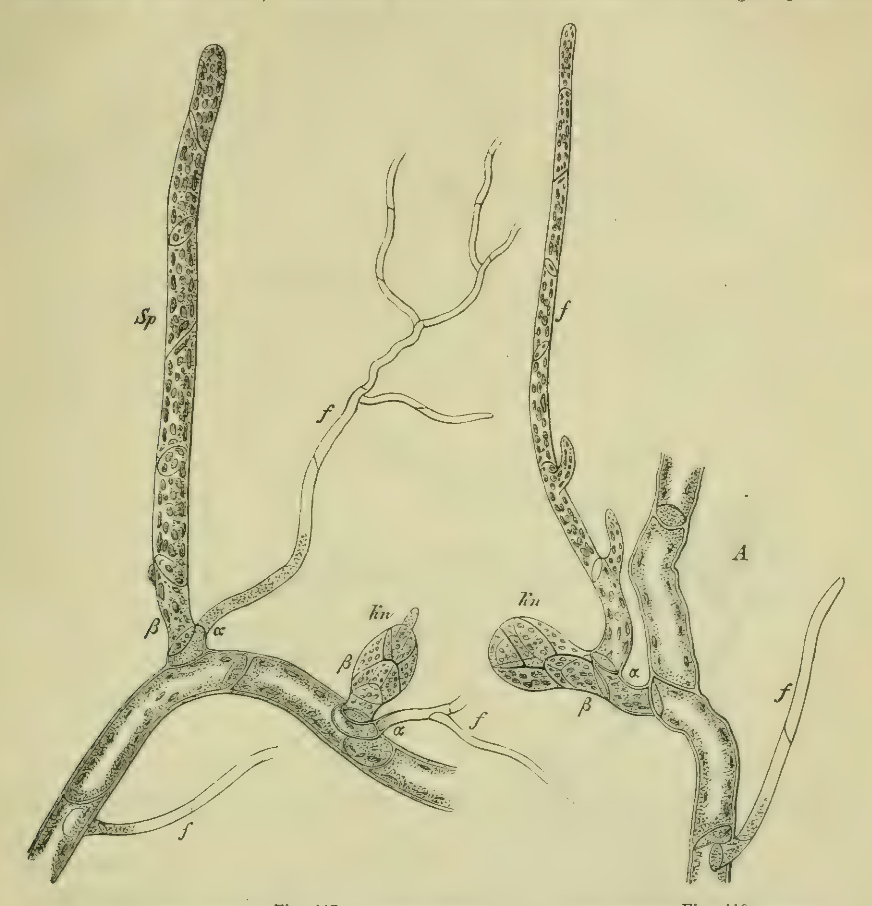


Fig. 117. Fig. 118

Fig. 117. Protonema (aus dem Stamm entsprungen $\frac{?}{?}$ u.) von Bryum argenteum n; *K.* Anlage einer Stammknospe.
Fig. 118. Protonema von Barbula ruralis. Nach Müller-Thurgau.

zur Fläche selbst ein, durch welche der Vorkeim mehrschichtig wird; solche als Gewebekörper entwickelte Vorkeime richten sich auf und verzweigen sich baum- und strauchartig; eine dritte Form endlich sind die blattartigen Vorkeimzweige, Gewebeflächen von einfachem, bestimmtem Umriss. Mit diesen Flächenvorkeimen einige Ähnlichkeit haben die aus Zellflächen bestehenden Assimilationsorgane der Vorkeime von Tetraphis und Tetradontium. die, wie eine weiter unten folgende Abbildung zeigt. am Ende längerer dünnerer Protonemafäden entstehen (vgl. Berggren, bot. Zeitg. 1871,

No. 23, 24.) Auch Oedopodium und Diphyscium besitzen ähnliche Vorkeime[1]. Eigenthümliche Bildungen finden sich außerdem an dem Wurzelfilz der Rasen von Diphyscium foliosum. Es entspringen hier am Wurzelprotonema Äste, die sich entweder zu einer Zellfläche ausbilden, häufiger aber eine, einem (im Querschnitt mehrzelligen) Stiel aufgesetzte Zellfläche tragen. Diese Bildungen sind jedenfalls als besondere Assimilationsorgane des Protonemas zu betrachten. Sie verbreitern darauf ihre Spitze sehr stark. Dieselbe wird zur Zellfläche, so dass zuletzt eine zuweilen nach oben concave Platte, einem mehrzelligen Stiele aufsitzt. Junge Pflanzen wurden an diesen zahlreich vorhandenen Bildungen nicht gefunden, sie dienen jedenfalls dem Protonema als Assimilationsorgane und bewurzeln sich auch selbstständig. Zuweilen besitzt das Gebilde statt der angegebenen Form auch Flächenform.

Die Laubknospen, welche sich zu Moosstämmchen entwickeln, entstehen selten am Ende eines Hauptfadens des Protonemas, gewöhnlich sind es Seitensprosse desselben. Die Hauptfäden des Protonemas und die großen Wurzelfäden bilden nur in der sehr langgestreckten Scheitelzelle

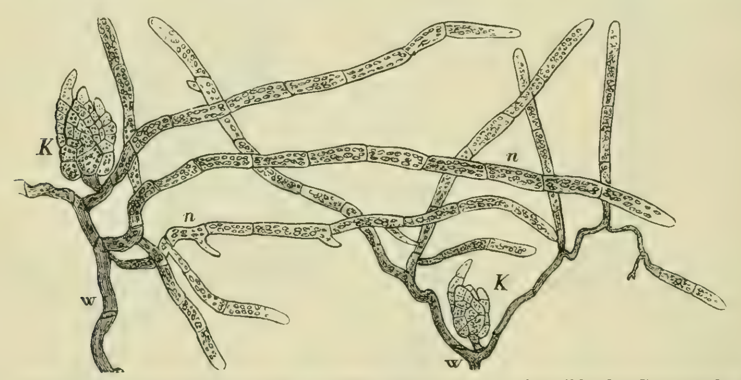


Fig. 119. Protonematischer Wurzelausschlag von Mnium hornum mit blattbildenden Knospen *k*; *w w* die Wurzelhaare eines umgekehrten Rasens, aus denen die Protonemafäden *n n* hervorvorsprossen (90).

(niemals in den Segmenten derselben) schiefe Querwände, die sehr häufig abwechselnd nach drei oder mehr Seiten hingerichtet sind, ohne dass in der Orientirung der Wände eine durchgreifende Gesetzmäßigkeit stattfände. Jedes Segment ist im Stande, hinter seiner vordern Hauptwand eine Ausstülpung zu bilden, die durch eine Wand vom Segmente abgegrenzt wird. Indem die Ausstülpung fortwächst, entsteht in ihr zunächst eine zweite anders gerichtete Wand, wodurch zwei Zellen erzeugt werden, eine akroscope aus der sich ein Protonemazweig und eine basiskope aus der sich eine Moosknospe entwickeln kann, oft werden aber auch beide oder eine der Zellen zu Wurzelfäden. Die besprochenen Theilungsvorgänge erinnern an die im

1) Bot. Jahresber. 1874, pag. 312.

Vegetationspunkt des Moosstämmchens selbst, ohne dass indes eine durchgreifende Übereinstimmung stattfände.

Die Scheitelzelle des Stämmchens ist mit Ausnahme von Fissidens dreiseitig pyramidal. Bei Fissidens ist sie zweischneidig und erzeugt zwei gerade Reihen alternirender Segmente. Die im Boden verborgenen Sprosse dagegen wachsen mit dreiseitiger Scheitelzelle und erst unter dem Einflusse des Lichtes geht die Segmentirung in die zweischneidige über, und werden die Blätter zweizeilig angeordnet. Bei einigen Fissidensarten wachsen auch die oberirdisch angelegten Seitensprossen anfangs mit dreiseitiger Scheitelzelle, deren Segmentirung dann in die einer zweischneidigen übergeführt wird. Zweizeilige Anordnung der Blätter findet sich auch an den sterilen einem Farnblatt gleichenden Sprossen von Schistostega[1]), diese haben indes eine dreiseitige Scheitelzelle und eine dem entsprechende spiralige Anordnung der Blätter, die erst durch Verschiebung in die zweizeilige übergeführt wird. Die Gestalt der Scheitelzelle ist, wie erwähnt, mit Ausnahme von Fissidens dreiseitig pyramidal, mit gewölbter Grundfläche (Fig. 122); jedes Segment der Scheitelzelle wölbt sich als breite Papille nach außen und oben; diese wird durch eine perikline Wand (Blattwand nach Leitgeb) abgeschnitten und wächst unter weiteren Theilungen zu einem Blatte aus, während der untere innere Theil des Segments durch weitere Theilungen ein Stück des inneren Stengelgewebes erzeugt. Da nun jedes Segment ein Blatt bildet, so ist die Blattbildung durch die Lage der consecutiven Segmente gegeben; bei Fissidens werden so zwei gerade Reihen alternirender Blätter, bei Fontinalis drei gerade Reihen nach der Divergenz $1/3$ gebildet, indem hier die Segmente selbst in drei geraden Reihen nach $1/3$ liegen, weil jede neu auftretende Hauptwand der viertletzten (welche beide zu einem Segment gehören) parallel ist; bei Polytrichum, Sphagnum, Andreaea u. a. dagegen greift jede neue Hauptwand auf der einen (anodischen) Seite im Sinne der Blattspirale weiter vor, die Hauptwände eines Segments sind nicht parallel, die Segmente selbst liegen schon ihrer Entstehung nach (ohne dass dabei eine Torsion des Stengels mitwirkte) nicht in drei geraden Reihen, sondern in drei die Stammaxe umwindenden Schraubenlinien über einander, und die consecutiven Segmente und ihre Blätter divergiren um Winkel, welche nach dem Gesagten größer als $1/3$ sein müssen, die Blattstellung ist $2/5$, $3/8$ u. s. w.

Das unterhalb des Vegetationspunktes in Dauergewebe übergehende Urmeristem des Stammes differenzirt sich gewöhnlich in eine innere und eine peripherische Gewebemasse, die meist nicht scharf gegen einander abgegrenzt sind; die peripherischen, zumal die äußersten Schichten haben gewöhnlich stark verdickte und lebhaft roth oder gelbroth gefärbte Zell-

1) Vgl. Leitgeb, Das Wachsthum von Schistostega, Mittheil. des naturw. Vereins zu Gratz 1874.

wände; die Zellen des inneren Grundgewebes haben weitere Lumina und dünnere, weniger gefärbte oder farblose Wände. Bei manchen Laubmoosstengeln hat es mit dieser Differenzirung in ein äußeres mehrschichtiges Haut- und ein dünnwandiges Grundgewebe sein Bewenden (z. B. Gymnostomum rupestre, Leucobryum glaucum, Hedwigia ciliata, Barbula aloides, Hylocomium splendens u. a. nach LORENTZ), während bei sehr vielen anderen noch ein axiler Strang sehr dünnwandiger und sehr enger Zellen (der Centralstrang) sich aussondert (Grimmia, Funaria, Bartramia, Mnium, Bryum, u. a. m.); nur bei Polytrichum, Atrichum und Dawsonia treten im Centralstrang starke Wandverdickungen auf. Zuweilen verlaufen von der Basis der Blattnerven aus Stränge dünnwandiger Zellen schief abwärts durch das Stammgewebe bis zum Centralstrang, die LORENTZ als Blattspurstränge bezeichnet (z. B. bei Splachnum luteum, Voitia nivalis, Polytrichum u. a.). — Wenn man beachtet, dass auch bei manchen Gefäßpflanzen Gefäßbündel von höchst einfachem Bau vorkommen und die Ähnlichkeit der Cambiformzellen ächter Gefäßbündel mit dem Gewebe des Centralstranges und der Blattspuren der Moose gelten lässt, so können diese letzteren immerhin als rudimentäre Gefäßbündel einfachster Art betrachtet werden.

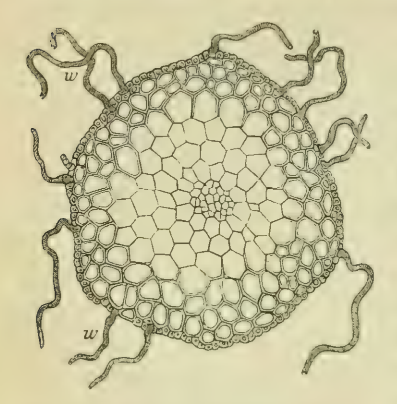


Fig. 120. Stammquerschnitt von Bryum roseum mit Wurzelhaaren *w* (90).

Wie oben erwähnt wurde, geht aus der breiten papillösen Vorwölbung der Segmentzelle, die durch eine Wand abgegrenzt wird, das Blatt hervor, jedoch wird noch ein unterer (basilarer) Theil dieser Zelle zur Bildung äußerer Gewebeschichten des Stammes verwendet; der apicale Theil der Papille ist die Scheitelzelle des Blattes; sie bildet zwei Reihen von Segmenten durch Theilungswände, welche senkrecht auf der Blattfläche stehen und nach rechts und links geneigt sind. Die Zahl der Blattsegmente, d. h. das Spitzenwachsthum des Blattes, ist begrenzt, und die aus den Segmentzellen hervorgehende Gewebebildung schreitet dann in basipetaler Richtung fort, um an der Basis schließlich aufzuhören. Das ganze Blattgewebe ist zuweilen (z. B. bei Fontinalis) eine einfache Zellenschicht, sehr häufig aber bildet sich von der Basis gegen die Spitze hin ein Nerv, d. h. ein mehr oder minder breiter Strang, der die einschichtige Lamina in eine rechte und linke Hälfte theilt und selbst aus mehreren Zellschichten besteht; der Nerv ist zuweilen aus gleichartigen, gestreckten Zellen zusammengesetzt, häufig aber differenziren sich in ihm verschiedene Gewebeformen, unter denen besonders Züge oder Bündel enger, dünnwandiger Zellen sich oft ähnlich verhalten wie der Centralstrang des Stengels und bisweilen als

Blattspurstränge zu diesem hin sich fortsetzen. — Der Umriss der Laubmoosblätter wechselt vom fast kreisrunden durch breitlancettliche Formen bis zum nadelförmigen; sie sind immer ungestielt, breit inserirt; meist stehen sie dicht über und neben einander, nur an den Stolonen mancher Arten, den Brutknospenträgern von Aulacomnion und Tetraphis, sowie an der Basis mancher Laubsprosse bleiben sie sehr klein



Fig. 121. Catharinea undulata (nach SCHIMPER) mit Sporogonien.

(Niederblätter) und spärlich; in der Nähe der Geschlechtsorgane bilden sie meist dichte Rosetten oder Knospen und nehmen dabei nicht selten besondere Formen und Farben an. Bei Racopilum, Hypopterygium und Cyathophorum sind zweierlei Blätter vorhanden: eine Reihe größerer auf der einen, eine Reihe kleinerer auf der anderen Seite des Stengels. Die Blätter

sind nicht verzweigt, ganzrandig, gezähnt, selten geschlitzt. — Bei manchen Arten bilden sich auf der Innen-(Ober-)fläche der Blätter eigenthümliche Auswüchse, bei den Barbulae aloideae articulirte, mit Köpfchen versehene Haare. Die Lamina, welche sonst sich rechts und links von der Medianebene ausbreitet, ist bei Fissidens aus einer fast scheidigen Basis hervorgehend in der Medianebene selbst ausgebreitet. — Das Blattgewebe ist, abgesehen von dem Mittelnerv, meist gleichartig, aus chlorophyllführenden Zellen zusammengesetzt, die zuweilen als Papillen auf der Fläche vorspringen; bei den Sphagneen und Leucobryen differenzirt sich das Gewebe in lufthaltige und saftige, grüne Zellen von bestimmter Lagerung.

Die Verzweigung des Laubmoosstengels ist, wie es scheint, niemals dichotomisch, aber wahrscheinlich auch niemals axillär, obgleich an die Blätter gebunden; auch bei reichlicher Verzweigung ist die Zahl der Seitensprosse indessen meist viel geringer als die der Blätter; in vielen Fällen haben die Seitenzweige ein bestimmt begrenztes Wachsthum, was zuweilen zur Bildung von bestimmt geformten, gefiederten Blättern ähnlichen Verzweigungssystemen führt (Thuidium, Hylocomium); wenn der Hauptspross am Gipfel eine Blüthe bildet, so erstarkt nicht selten unterhalb derselben ein Seitenspross, der die Vegetation fortsetzt; durch solche Innovationen werden Sympodien gebildet. — Nicht selten sind Ausläufer, nackte oder kleinblättrige Sprosse, die auf oder in der Erde hinkriechend sich später erheben und aufrechte vollbelaubte Sprosse erzeugen. Überhaupt ist die Verzweigung eine sehr mannigfaltige und mit der Lebensweise eng verknüpft. — Der morphologische Ort der Entstehung seitlicher Sprosse wurde von Leitgeb bei Fontinalis und Sphagnum sorgfältig untersucht und vortrefflich beschrieben. Die seither publicirten Untersuchungen an Hypnum, Schistostega und Fissidens zeigen, dass die dort gefundenen Resultate allgemeine Geltung beanspruchen dürfen. Sie stimmen darin überein, dass die Mutterzelle (zugleich Scheitelzelle) eines Zweiges unterhalb des Blattes aus demselben Segment wie dieser hervorgeht (Fig. 122); bei Fontinalis entsteht der Zweig unter der Mediane des Blattes, bei Sphagnum aber

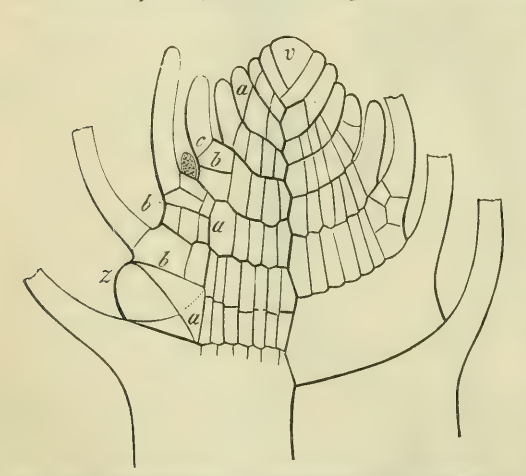


Fig. 122. Längsschnitt durch die Scheitelregion eines Stämmchens von Fontinalis antipyretica nach Leitgeb. *v* Scheitelzelle, die drei Reihen von Segmenten erzeugt, die durch stärkere Umrisse bezeichnet sind; jedes Segment zerfällt zuerst durch die Wand *a* (Blattwand) in eine innere und eine äußere Zelle. Jene erzeugt einen Theil des inneren Stammgewebes, diese die Stammrinde und ein Blatt.

unter der kathodischen Hälfte desselben; in Folge der weiteren Ausbildung des Muttersprosses scheint später der Seitenspross bei Sphagnum neben dem Rande eines älteren Blattes zu stehen, und ähnlich dürfte die frühere Angabe von Mettenius, wonach auch bei Neckera complanata, Hypnum triquetrum, Racomitrium canescens u. a. die Seitensprosse neben den Blatträndern stehen, zu deuten sein. Entsteht der Spross unter der Mediane eines Blattes, so kann bei geradreihiger Blattstellung wohl auch durch weiteres Wachsthum des Stengels der Schein entstehen, als ob jener über der Mediane eines älteren Blattes (axillär) entstanden wäre. — In den Blattaxeln oder vielleicht richtiger auf der Basis der Oberfläche der Blätter entstehen nach Leitgeb bei den genannten Gattungen gegliederte Haare.

Die Dimensionen, bis zu denen die blättertragenden Axen und Axensysteme sich entwickeln, zeigen einen großen Spielraum; bei den Phascaceen, Buxbaumien u. a. erreicht der einfache Stamm kaum 1 Millimeter Höhe, bei den größten Hypneen und Polytricheen wird er nicht selten 2—3 und mehr Decimeter lang, wenn auch nicht in einer Axe, doch durch Innovation und Sympodienbildung noch länger (Sphagnum); weniger wechselt die Dicke des Stammes: $^1/_{10}$ Millimeter bei den kleinsten, dürfte sie nicht leicht 1 Millimeter bei den dicksten überschreiten. Dafür ist sein dichtes, äußerlich gefärbtes Gewebe aber sehr fest, oft steif, immer sehr elastisch, der Verwesung lange Widerstand leistend.

Die Wurzelhaare (Rhizoiden) spielen in der Ökonomie der Laubmoose eine ungemein wichtige Rolle; nur bei der auch sonst vielfach abweichenden Abtheilung der Sphagna sind sie sehr spärlich und kümmerlich entwickelt, bei den meisten anderen aber treten sie in großer Anzahl wenigstens aus der Basis des Stammes hervor, oft überkleiden sie ihn gänzlich mit einem dichten rothbraunen Filz. In morphologischer Beziehung sind die Rhizoiden[1] von dem Protonema nicht streng zu scheiden; sie entstehen als schlauchförmige Ausstülpungen der oberflächlichen Zellen des Stengels, verlängern sich durch Spitzenwachsthum und werden durch schiefe Querwände gegliedert; am fortwachsenden Ende ist die Wand hyalin und verwächst im Boden mit dessen Körnchen; später fallen diese ab, die Wand wird dicker und braun, letzteres auch bei den oberirdischen Wurzelhaaren. Die Glieder enthalten viel Protoplasma und Öltropfen, oft auch Chlorophyll (Fig. 123 *B*). Die Verzweigung der Rhizoiden im Boden ist bei vielen Laubmoosen eine sehr reichliche, sie bilden oft einen dichten, unentwirrbaren Filz; ein solcher kann selbst oberhalb des Bodens in

1 Die Rhizoiden scheinen sich von dem aus der Spore entstandenen Protonema wesentlich nur durch spärlichere Chlorophyllbildung, braune Wände und die Neigung, abwärts zu wachsen, zu unterscheiden; das Protonema bildet gewisse Zweige als Rhizoiden aus, und die Rhizoiden ihrerseits können einzelne Zweige als chlorophyllreiches aufwärts wachsendes Protonema entwickeln.

dichten Rasen entstehen und künftigen Generationen als Boden dienen. Bei Atrichum und anderen Polytrichaceen wickeln sich die dickeren Rhizoiden wie die Fäden eines Taues um einander, die von ihnen ausgehenden Zweige thun dasselbe, nur die feineren letzten Verzweigungen bleiben frei.

Die vegetative Propagation der Laubmoose ist so mannigfaltig und ausgiebig, wie sie wohl bei keiner anderen Abtheilung des Pflanzenreichs angetroffen wird. Sie bietet dabei die Eigenthümlichkeit, dass jederzeit der Entstehung eines neuen blättertragenden Stämmchens eine Protonemabildung vorausgeht, auch dann, wenn die Propagation durch Brutknospen eingeleitet wird. — Ausgenommen sind nur die wenigen Fälle, wo Blattknospen sich ablösen und unmittelbar fortwachsen. (Vgl. auch Fig. 124 *A* und *B*.)



Fig. 123. *A* junges Pflänzchen einer Barbula (*m*), mit den Wurzelhaaren *h*, deren fortwachsende Enden *v v* mit Körnchen des Bodens verwachsen sind; bei *p* treibt ein oberflächlich hinziehendes Wurzelhaar chlorophyllhaltige Zweige, d. h. Protonema; bei *k* sitzt eine knollenförmige Knospe an einem unterirdischen Haarzweige; dieselbe ist in *B* stärker vergrößert (*A* 20mal, *B* 300mal vergr.).

Indem wir auf die verschiedenen Fälle eingehen, ist zunächst hervorzuheben, dass sowohl das aus der Spore selbst hervorgegangene Protonema als auch die demselben entsprossenen Laubstämmchen verschiedener Propagationen fähig sind. Das ursprüngliche Protonema ist schon insofern ein Vermehrungsorgan, als es auf seinen Zweigen nach und nach oder gleichzeitig mehrere, oft sehr viele Laubstämmchen erzeugen kann; zuweilen fallen die einzelnen Gliederzellen der Protonemazweige, nachdem sie sich kugelig abgerundet haben, aus einander, bekommen dickere Wände und werden für einige Zeit unthätig (Funaria hygrometrica), um wahrscheinlich später von Neuem Protonemafäden zu bilden. — Secundäres Protonema kann sich nun aber auch aus jedem Rhizoid, wenn es dem Licht ausgesetzt und feucht gehalten ist, bilden (vergl. Fig. 116 und Fig. 123 *p*); bei manchen Arten (Mnium, Bryum, Barbula u. a.) genügt es, einen Moosrasen mit seinem Wurzelfilz nach oben gekehrt einige Tage lang feucht zu halten, um Hunderte von neuen Pflanzen auf diese Weise entstehen zu sehen. Manche, scheinbar annuelle Arten, z. B. von Phascum, Funaria, Pottia, perenniren vermöge ihres Wurzel-

filzes; die Pflanzen verschwinden nach der Sporenreife von der Oberfläche des Bodens vollständig bis zum nächsten Herbst, wo der Wurzelfilz wieder neues Protonema und auf diesem neue Stämmchen erzeugt.

Derartige Wurzelausschläge sind nach SCHIMPER auch die Protonemarasen einiger Polytrichen (P. nanum, aloides) an den Böschungen von Hohlwegen, und die von Schistostega osmundacea in dunkelen Höhlen. — Die Rhizoiden können aber auch unmittelbar Blattknospen erzeugen und verhalten sich in dieser Hinsicht dem Protonema völlig gleich: entstehen die Knospen



Fig. 124. Brutknöllchen die sich am Protonema (*z*) einer Barbula entwickelt haben. Sie sind gekeimt, indem einzelne Oberflächenzellen zu neuen Protonemafäden ausgewachsen sind, andere (in *A* und *C* je eine in *B* zwei) sich direkt zu Scheitelzellen einer Moosknospe gestaltet haben (*kn*, *A*, *B*), die bei *B* und *C* sich schon zu einem beblätterten Stämmchen entwickelt haben. (Nach MÜLLER-THURGAU.)

an unterirdischen Verzweigungen der Wurzelhaare (Fig. 123 *B*), so bleiben sie oft als knollige, mit Reservestoffen erfüllte Körperchen von mikroskopischer Größe so lange im Ruhezustand, bis sie gelegentlich an die Bodenoberfläche kommen, um sich hier weiter zu entwickeln (z. B. Barbula muralis, Grimmia pulvinata, Funaria hygrometrica, Trichostomum rigidum, Atrichum). Aber auch die oberirdischen Wurzelhaare können nicht nur chlorophyllhaltiges Protonema, sondern auch unmittelbar Blattknospen produciren, und SCHIMPER führt das merkwürdige Faktum an, dass bei

Dicranum undulatum auf diese Weise in den perennirenden Rasen der weiblichen Pflanzen annuelle männliche Pflanzen gebildet werden, welche jene befruchten.

Selbst die Blätter vieler Laubmoose erzeugen Protonema, indem ihre Zellen einfach auswachsen und die so gebildeten Schläuche sich gliedern; so bei Orthotrichum Lyelli und obtusifolium; bei Orth. phyllanthum entstehen an den Blattspitzen pinselförmige Büschel keuliger, kurzgliedriger

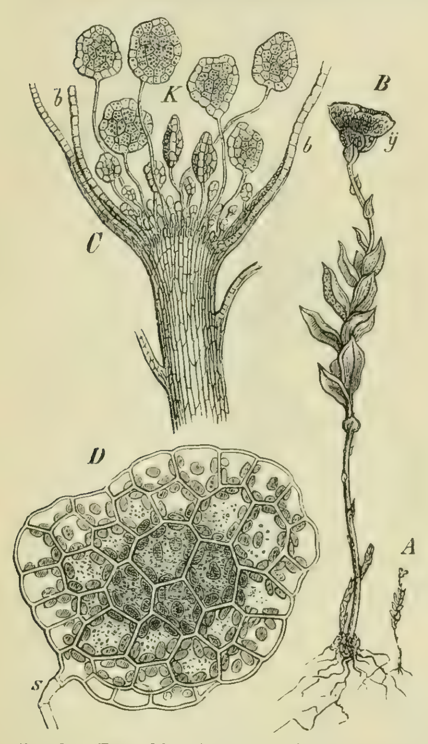


Fig. 125. Tetraphis pellucida; *A* eine Brutknospen bildende Pflanze in natürl. Größe; *B* dieselbe vergr.; *y* der Kelch, in welchem die Brutknospen sich sammeln. *C* Längsschnitt durch den Gipfel des vorigen, *b* die Kelchblätter, *K* die Brutknospen in den verschiedensten Entwicklungsgraden; durch den jüngeren Nachwuchs werden die älteren von ihren Stielen abgerissen und über den Kelchrand hinausgedrängt. — *D* eine reife Brutknospe 550 mal vergr., am Rande aus einer, in der Mitte aus mehreren Zellschichten bestehend.

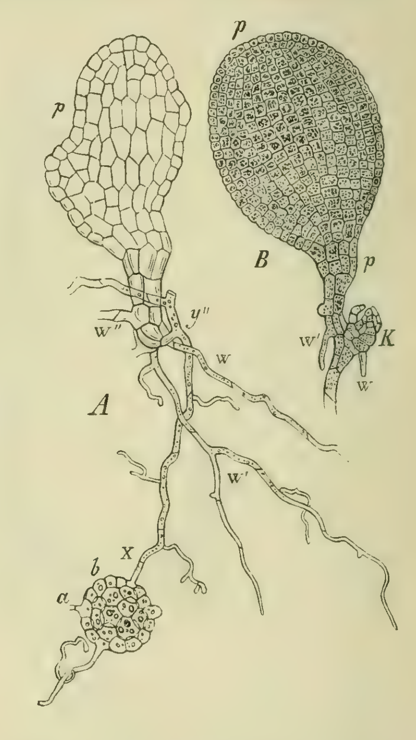


Fig. 126. *A* zeigt eine Brutknospe *b*, deren Stiel bei *a* abgerissen ist; durch Auswachsen einer Randzelle der Brutknospe hat sich der Protonemafaden *x y''* gebildet, aus welchem das Flächengebilde *p* als seitliche Sprossung hervorging; dieses hat die Wurzelhaare *w*, *w'*, *w''* getrieben (100); *B* ein Flächenvorkeim *p*, aus dessen Basis eine Blattknospe *K* und Wurzelhaare *w*, *w'* hervorsprossen; oft treibt die Basis des Flächenvorkeims zahlreiche neue Flächenvorkeime aus, bevor es zur Bildung einer Blattknospe kommt.

Protonemaansätze; hier sind auch noch Grimmia trichophylla, Syrrhopodon und Calymperes zu nennen. Bei Oncophorus glaucus bildet sich auf dem blühenden Gipfel der Pflanzen ein dichter Filz verschlungener Protonemafäden, die ihn am weiteren Wachsthum hindern, dafür aber später neue Rasen junger Pflanzen produciren. Bei Buxbaumia, zumal B. aphylla, bilden die Randzellen der Blätter ein sie und den Stengel umstrickendes

Protonema. — Endlich können auch abgeschnittene, feuchtgehaltene Blätter, z. B. von Funaria hygrometrica, Protonema austreiben lassen.

Sogar Theile des Sporogoniums, der Moosfrucht, können ihre Zellen wieder zu Protonema auswachsen lassen, wie Pringsheim und Stahl gezeigt haben[1]. Legt man den Stiel zerschnittener Moosfrüchte auf feuchten Sand, so entspringen aus den innern Zellen Protomenafäden, auf denen neue Pflanzen entstehen, und ebenso ist die Kapselwand im Stande, ihre Zellen zu Protonemafäden aussprossen zu lassen. Bei Conomitrium Julianum

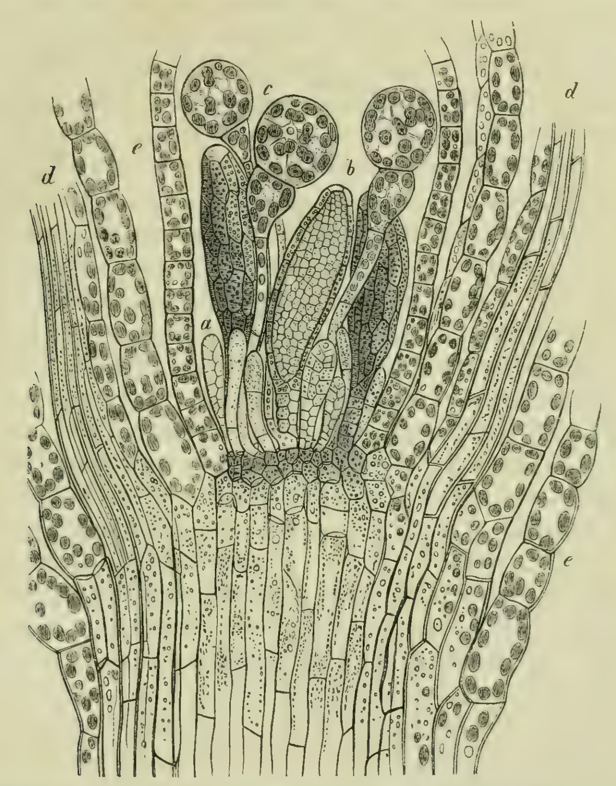


Fig. 127. Längsschnitt des Gipfels eines sehr kleinen, männlichen Pflänzchens von Funaria hygrometrica (300); *a* junges, *b* fast reifes Antheridium im Längsschnitt, *c* Paraphysen; *d* Blätter im Mittelnerv durchschnitten, *e* Blätter in der Lamina durchschnitten.

entspringt oft an den Sporogonien ein junges Pflänzchen aus der Innenfläche der Calyptra (s. u.) durch Vermittlung eines kurzen Protonemastückes.

Brutknospen, welche gleich denen der Marchantieen gestielte Zellkörper von zweispitziger oder linsenförmiger Gestalt darstellen, kommen

---

[1] Pringsheim, Über vegetative Sprossung von Moosfrüchten, Monatsber. d. Acad. d. Wiss. in Berlin 1876. — Stahl, Über künstlich hervorgerufene Protonemabildung an dem Sporogonium der Laubmoose, Bot. Ztg. 1876, pag. 689.

bei Aulacomion androgynum auf dem Gipfel einer blattlosen Verlängerung des belaubten Stämmchens (Pseudopodien) vor, bei Tetraphis pellucida eingehüllt von einem mehrblättrigen zierlichen Kelch, aus welchem sie später herausfallen. (Fig. 125, 126.)

Einige Bryumarten besitzen Brutknospen am Stengel in der Axel der Blätter, Conomitrium julianum und Cinclidotus aquaticus vermehren sich nach Schimper durch beblätterte Zweige, die sich vom Hauptstamme ablösen.

Die Geschlechtsorgane der Laubmoose finden sich gewöhnlich zahlreich am Ende einer Laubaxe[1]) umgeben von oft besonders geformten Hüllblättern und vermischt mit Paraphysen; eine solche Vereinigung kann der Kürze wegen eine Blüthe genannt werden. Die Blüthe der Laubmoose begrenzt entweder eine Hauptaxe (akrokarpe Moose), oder diese ist unbegrenzt und die Blüthe tritt am Ende einer Axe 2. oder 3. Ordnung auf (pleurokarpische Moose). Innerhalb einer Blüthe können Antheridien mit Archegonien auftreten (bisexuelle Blüthen), oder sie enthält nur eine Art von Geschlechtsorganen, und dann können die Blüthen monöcisch oder diöcisch sein; zuweilen erscheinen die männlichen auf kleineren Pflänzchen von kürzerer Lebensdauer (Funaria hygrometrica, Dicranum undulatum u. a.). Ihrem äußeren Ansehen nach sind die bisexuellen Blüthen den weiblichen ähnlich, während die männlichen einen andern Habitus zeigen. In den ersteren finden sich die Archegonien und Antheridien entweder neben einander auf dem Gipfel des Stammes im Centrum der Hülle (Perichaetium) oder in zweierlei Gruppen oder getrennt durch besondere Hüllblätter, und dann stehen die Antheridien in den Axeln derselben in einer Schraubenlinie geordnet, die centrale Gruppe der Archegonien umgebend. — Die Form der Blüthenhülle ist bei den weiblichen und bisexuellen die einer verlängerten, fast geschlossenen Knospe, von mehreren Umgängen der Blattspirale gebildet; diese Blätter sind den Laubblättern ähnlich und werden nach innen kleiner, um nach der Befruchtung desto stärker zu wachsen. Die männliche Blüthenhülle (Perigonium) besteht aus breiteren, derberen Blättern und zeigt dreierlei Formen; gewöhnlich ist sie knospenförmig und ähnelt der weiblichen Blüthe, sie ist aber kürzer und dicker, ihre Blätter oft roth gefärbt und an Größe nach außen abnehmend; diese Blüthen sind immer seitenständig; die köpfchenförmigen sind dagegen immer terminal an einem stärkeren Spross, sie sind kugelig, ihre Blätter breit, an der Basis scheidig, verdünnt und zurückgebogen am oberen Theil, sie werden nach innen kleiner und lassen das Centrum der Blüthe mit den Antheridien frei; diese Blüthen werden zuweilen von einem nackten Stiel, einer Verlängerung des Stengels, getragen (Splachnum, Tayloria); endlich bestehen die scheibenförmigen männlichen aus Hüllblättern, welche von

---

[1]) Eine Ausnahme machen die männlichen Zweige von Sphagnum.

den Laubblättern sehr verschieden sind; die Hüllblätter sind breiter und kürzer, am oberen Theil horizontal ausgebreitet, zart und blassgrün, orange oder purpurroth gefärbt, sie werden immer kleiner, je mehr sich die Blattspirale dem Centrum nähert, die Antheridien stehen in ihren Axeln (Mnium, Polytrichum, Pogonatum, Dawsonia). — Die Paraphysen stehen zwischen oder neben den Geschlechtsorganen, sie sind in der weiblichen Blüthe immer articulirte Fäden, in der männlichen bald fadenförmig, bald spatelförmig, am oberen Theil aus mehreren Zellreihen bestehend.

Die Antheridien sind im fertigen Zustande gestielte Säcke mit einschichtiger Wandung, deren Zellen Chlorophyllkörner enthalten, die aber bei der Reife sich gelb oder roth färben. Bei den Sphagnen und Buxbaumia sind die Antheridien beinahe sphärisch, sonst aber bei den Laubmoosen lang keulenförmig; sie öffnen sich bei den Sphagnen ähnlich wie die der Lebermoose, bei den übrigen Abtheilungen durch einen Riss über den Scheitel, durch welchen die Spermatozoiden in ihren Bläschen als dicker schleimiger Brei hervortreten. Sie sind anfangs noch in eine schleimige Zwischenmasse eingebettet, die aber in Wasser zerfließt, während die Spermatozoiden sich aus den Bläschen freimachen und fortschwimmen.

Der Entstehungsort der Antheridien ist nach den Untersuchungen Leitgeb's ein verschiedener: bei Sphagnum entsteht die Mutterzelle des Antheridiums genau an dem Orte, wo sonst ein Spross entsteht, d. h. aus dem unter der kathodischen Hälfte des Blattes liegenden Segmenttheil der Axe des Antheridiensprosses, bei Fontinalis (und wohl auch den meisten übrigen Laubmoosen) ist dagegen der Entstehungsort innerhalb derselben Blüthe ein verschiedener: das erste Antheridium ist die unmittelbare Verlängerung der Axe des Sprosses, es entsteht aus seiner Scheitelzelle; die nächstfolgenden entwickeln sich aus den letzten normalen Segmenten derselben, stimmen aber in Bezug auf ihre Anlage und Stellung mit den Blättern überein, die zuletzt auftretenden Antheridien aber entspringen aus Oberhautzellen, ohne an einen bestimmten Ort gebunden zu sein. — Die Mutterzelle des Antheridiums von Fontinalis constituirt sich als Scheitelzelle, welche zwei alternirende Reihen von Segmenten bildet (bei dem scheitelständigen ältesten Antheridium giebt also die Scheitelzelle des Sprosses ihre dreireihige Segmentirung auf, um in die zweireihige überzugehen; es findet also hier derselbe Vorgang statt, wie er oben für die Sprosse von Fissidens angegeben wurde und unten für die Stammscheitelzelle des Embryos von Salvinia natans zu schildern sein wird). Diese Segmente werden durch antikline und perikline Wände zunächst so getheilt, dass der Querschnitt (der zwei Segmente trifft) vier äußere und zwei innere Zellen zeigt; aus jenen entsteht durch weitere Theilung die einschichtige Wand des Antheridiums, aus diesen das kleinzellige Gewebe, welches die Spermatozoiden erzeugt. Sehr ähnlich verhält sich auch in dieser Beziehung Andreaea; die Urmutterzelle des Antheridiums tritt als Papille hervor und wird durch eine Quer-

wand abgeschnitten; die untere Zelle erzeugt einen polsterartigen Fuß: die obere theilt sich durch eine Querwand abermals in eine untere, aus deren Theilungen das Gewebe des Stiels, und eine obere, aus welcher der Körper des Antheridiums entsteht; die Bildung des letzteren geschieht in derselben Weise wie bei Fontinalis. Bei Sphagnum wird der lange Stiel durch Quertheilungen der fortwachsenden Papille, welche das Antheridium erzeugt, angelegt, worauf die Segmentscheiben sich übers Kreuz theilen, dann schwillt die Endzelle an und theilt sich durch schiefe Wände von ziemlich unregelmäßiger Stellung: es wird so ein Gewebekörper gebildet, der später ebenfalls aus einer einschichtigen Wand und einem inneren, sehr kleinzelligen Gewebe besteht, das die Spermatozoiden erzeugt.



Fig. 128. Funaria hygrometrica: *A* aufplatzendes Antheridium, *a* die Spermatozoiden (350); *B* letztere stärker vergrößert: *b* im Bläschen; *c* freies Spermatozoid von Polytrichum (800).

Das Archegonium besteht im entwickelten Zustand aus einem massiven, ziemlich langen Fuß, der den eiförmig gerundeten Bauch trägt, über diesem erhebt sich ein langer dünner, gewöhnlich um seine Axe gedrehter Hals. Die schon vor der Befruchtung aus einer doppelten Zellschicht bestehende Bauchwand geht oben continuirlich in die einfache, aus 4—6 Reihen bestehende Wand des Halses über (Fig. 130). Bauch und Hals umschließen eine axile Zellreihe, deren unterste im Bauch gelegene, eirunde Zelle aus ihrem Protoplasmakörper durch Verjüngung die primordiale Eizelle erzeugt, während die darüber liegenden axilen Zellen vor der Befruchtung verschleimen; dieser Schleim drängt die vier Scheitelzellen (Deckzellen) des Halses aus einander und öffnet so den Halskanal, der den Spermatozoiden den Eintritt in die Eizelle gestattet; unsere Fig. 130 zeigt die Reihe der Kanalzellen bei beginnender Desorganisation und bei noch geschlossenen Deckzellen des Halses. — Betreffs des Entstehungsortes der Archegonien ist hervorzuheben, dass das erste Archegonium von Sphagnum aus der Scheitelzelle des weiblichen Sprosses entsteht, und ebenso ist es auch bei den typischen Laubmoosen. Wo mehrere Archegonien sich finden, gehen die dem scheitelbürtigen folgenden aus den jüngsten Segmenten der Scheitelzelle hervor.

Wie bei den Lebermoosen ist es auch hier eine einzige oberflächliche Zelle des Vegetationskegels aus der das Archegonium hervorgeht. Dieselbe wölbt sich hervor und die so gebildete Ausstülpung wird durch eine Querwand in eine untere (dem Stielchen der Lebermoose entsprechende) und eine obere äußere Zelle getheilt. In dieser entstehen zunächst zwei entgegengesetzt geneigte schiefe Wände, ähnlich wie im Antheridium. Diese

beiden schiefen Zellen erzeugen später das Gewebe des unteren Bauchtheils und des Fußes, welche hier viel massiger entwickelt sind, als bei den Lebermoosen (Fig. 129 *B*, 130 *B*). Die obere Archegoniumzelle zeigt nun ganz dieselben Theilungen wie bei den Lebermoosen; die Entstehung der Bauchwand und der Centralzelle ist ganz dieselbe wie dort (p. 164), ein auffallender Unterschied besteht aber in der Fortbildung des Hals-

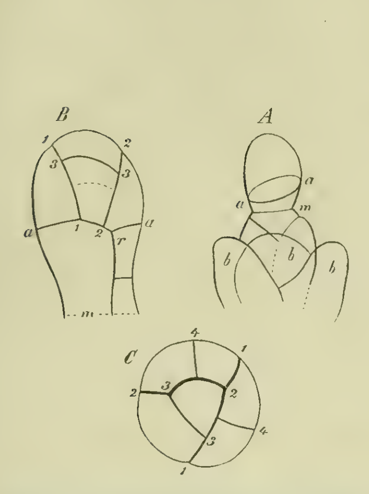


Fig. 129. Erste Entwicklungszustände des Archegoniums von Andreaea nach Kühn: *A* endständiges Archegonium aus der Scheitelzelle des Sprosses entstehend; *B* nach Anlage der Deckzelle; *C* Querschnitt des jungen Bauchtheils. — *b b* in *A* jüngste Blätter.

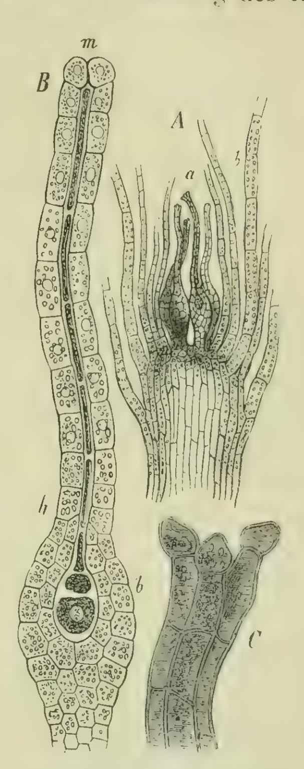


Fig. 130. Funaria hygrometrica: *A* Längsschnitt des Gipfels einer schwachen weiblichen Pflanze (100); *a* Archegonien, *b* Blätter; *B* ein Archegonium 550mal vergr.; *b* Bauch mit der Centralzelle, *h* Hals, *m* Mündung, noch geschlossen; die Zellen des axilen Stranges beginnen zu verschleimen (Präparat nach dreitägigem Liegen in Glycerin); rechts unten der Mündungstheil des Halses eines befruchteten Archegoniums mit dunkelroth gefärbten Zellwänden.

theils: während bei den Lebermoosen die erste Quertheilung der Innenzelle eine obere Zelle liefert, die selbst schon den Deckel des Archegoniums darstellt, wächst dieselbe Zelle hier vielmehr als Scheitelzelle fort, erzeugt durch successive Längstheilungen einige Stockwerke von Zellen, deren je drei äußere eine innere Kanalzelle einschließen, die sich übrigens ganz ähnlich verhält, wie das einzige Stockwerk von Halszellen bei den Lebermoosen. So entsteht ein langer, aus 6 äußeren Zellreihen und den Kanalzellen gebildeter, später tordirter Hals, der unten in die aus zwei (bei Sphagnum aus vier) Schichten bestehende Bauchwand übergeht. Die Centralzelle, welche früher auch hier wie bei den Lebermoosen angelegt wurde,

zerfällt durch eine Querwand in eine obere, die Bauchkanalzelle, und eine untere, deren Protoplasma durch Contraktion die Eizelle liefert (Fig. 130 *B*). Die Verschleimung sämmtlicher Kanalzellen und die Öffnung des Halses erfolgen ähnlich wie bei den Lebermoosen.

3) Das Sporogonium, welches aus der befruchteten Eizelle entsteht, erreicht bei Sphagnum seine fast volle Entwicklung innerhalb des lebhaft mitwachsenden Archegoniumbauches, der sich zur Calyptra umbildet; bei den übrigen Laubmoosen wird aber die Calyptra meist lange vor der Ausbildung der Sporenkapsel durch das sich streckende Sporogonium an ihrer Basis von der Vaginula abgerissen und (mit Ausnahme von Archidium und Verwandten) als Mütze emporgehoben. Der Hals des Archegoniums, dessen Wände sich tief rothbraun färben, krönt noch lange Zeit den Scheitel der Calyptra. Das Sporogonium aller Laubmoose besteht aus einem Stiel (der Seta) und dem Sporenbehälter (Kapsel, Urne); der erstere ist aber bei Sphagnum, Andreaea und Archidium sehr kurz, in den meisten andern Fällen lang oder sehr lang und immer mit seiner Basis dem Gewebe des Stammes eingepflanzt, welches nach der Befruchtung unter und neben dem Archegonium wuchernd einen scheidenartigen Wall, die Vaginula, bildet: auf ihrer äußeren Böschung sieht man oft noch die unbefruchteten Archegonien, da in einer Blüthe meist nur eines befruchtet wird oder doch nur das zuerst befruchtete seinen Embryo vollständig ausbildet. — Die Kapsel besitzt bei allen Laubmoosen eine aus mehreren Zellschichten gebildete Wandung mit deutlicher Epidermis, welche zuweilen Spaltöffnungen erzeugt; niemals wird das ganze innere Gewebe zur Sporenbildung verwendet, wenn auch bei Archidium später durch die Sporen verdrängt; innen bleibt ein großer Theil des mittleren Gewebes als sogen. Columella übrig, in deren Umfang die Sporenmutterzellen entstehen. Der Bau der ausgebildeten Kapsel, und zumal die zum Zweck der Sporenaussaat getroffenen Einrichtungen, sind aber bei den Hauptabtheilungen der Laubmoose so verschieden, dass es besser ist, sie im Einzelnen näher zu betrachten, und dies um so mehr, als wir dadurch zugleich die Charakteristik der größeren natürlichen systematischen Gruppen gewinnen werden.

Auch die Entwicklung und erste Anlegung der Kapsel verläuft bei den verschiedenen Gruppen nicht in derselben Weise. Und zwar beziehen sich die Differenzen einerseits auf das Wachsthum des Embryos, andrerseits auf die Art und Weise der Anlegung des Archespors, seiner Gestalt und Abstammung.

Was die Theilungsfolgen im Embryo betrifft, so weicht Sphagnum [1]) von allen übrigen dadurch ab, dass der Embryo nicht wie bei den andern Laubmoosen eine zweischneidige Scheitelzelle besitzt, sondern durch quer zur Längsaxe gestellte Antiklinen gefächert wird, die in beschränkter Anzahl

---

1) Vgl. außer den Angaben SCHIMPERS WALDNER in Bot. Zeit. 1879. pag. 595.

auftreten. Die befruchtete mit einer Membran umkleidete Eizelle theilt sich zunächst durch eine zur Archegonaxe rechtwinklige Wand in eine untere und eine obere Zelle, von denen die untere nur wenig Theilungen mehr erfährt, während sich aus der obern das Sporogonium entwickelt. Es treten zunächst eine Anzahl von Querwänden (nebst den entsprechenden Längswänden) auf, dann erfolgt interkalares Wachsthum. Die übrigen daraufhin untersuchten Laubmoose haben, wie erwähnt, eine andere Anordnung der Zellen im Embryo. Nachdem in der befruchteten Eizelle ein oder mehrere Querwände aufgetreten sind, erscheint in der obersten Zelle eine schräge Wand, der sich eine zweite entgegengesetzt geneigte ansetzt; so entsteht eine »zweischneidige« Scheitelzelle, die eine Anzahl von Segmenten bildet. Dieselben lagern sich zu Querscheiben (Fig. 131, 132). Der Querschnitt eines jungen Embryos besteht also aus zwei Zellen, welche die Form von Cylinderhälften haben und getrennt sind durch die Segmentwand *s s*.

Nun tritt eine zweite zu *s s* rechtwinklige Wand auf, so dass vier Cylinderquadranten entstehen s. Fig. 131 *B* (die bei Archidium nicht gebildet werden). In jedem Quadranten tritt eine Antikline auf (Fig. 131 *B*), der sich je eine Perikline ansetzt. Es sind jetzt auf dem Querschnitt des Embryos folgende Zellen vorhanden: 4 innere, annähernd ein Quadrat bildende und 8 peripherische äußere. Aus den ersteren geht bei den Bryineen und Phascaceen das Archespor und die Columella, aus den letzteren die Wandung hervor. Jenes Zellquadrat (Grundquadrat) kann als Endothecium, die peripherischen Zellen als Amphitecium bezeichnet werden. Es ist klar, dass die Sonderung von Amphitecium und Endothecium noch einfacher dadurch hätte eingeleitet werden können, dass in jedem Quadranten eine Perikline aufgetreten wäre und so also vier innere Zellen des Endotheciums von vier äußeren des Amphiteciums gesondert hätte (Fig. 131 *C*): so ist es in der That z. B. bei Funaria hygrometrica und Ephemerum, und es zeigt dieses Beispiel aufs Neue, wie wenig Gewicht den Zelltheilungs folgen beizulegen ist: ganz derselbe Vorgang kann durch verschiedene Zelltheilungsfolgen bewirkt werden, was eben zeigt, dass es nicht auf die letzteren sondern auf das Resultat ankommt. Im Endothecium wird durch eine in jedem Quadranten auftretende

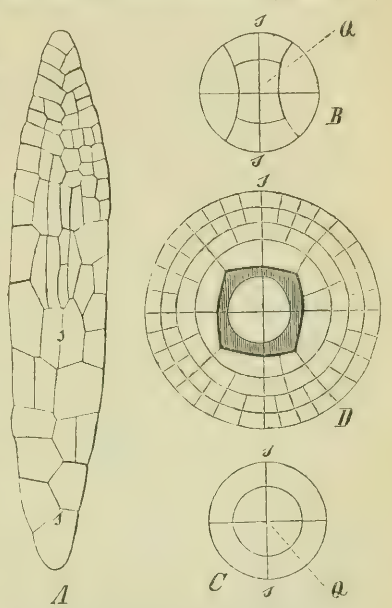


Fig. 131. *A* Embryo von Ceratodon purpureus im optischen Längsschnitt, *B C D* Querschnitte durch den Kapseltheil junger Sporogonien, *B* und *C* von Ceratodon purpureus, *D* von Funaria hygrometrica; *Q* Grundquadrat, *s* Hauptwand des Embryo. (Nach KLIMITZ-GERLOFF, *B*, *C*, *D* schematisirt).

Perikline eine äußere Zellschicht, das Archespor (in der Fig. 131 *D* schattirt), von der centralen Partie der Columella gesondert, welche letztere noch weitere Theilungen erfährt und so zu einem Zellcomplex wird, während das Archespor entweder das sporenbildende Gewebe selbst darstellt oder in einen Complex von Sporenmutterzellen zerfällt. Das Amphithecium erfährt noch vor der Differenzirung des Archespors aus dem Endothecium perikline und radiale Spaltungen (Fig. 131 *D*), und wird so mehrschichig. Es bildet sich in demselben ein Intercellularraum, welcher eine äußere mehrschichtige Wand von (meist) zwei, dem Archespor anliegenden Zellschichten sondert (vgl. den Längsschnitt Fig. 142); letztere werden als äußerer Sporensack bezeichnet, während »der innere Sporensack« die äußerste, dem Archespor angrenzende Zellschicht der Columella ist (vgl. Fig. 144 *B*). Die Gestalt des Archespors ist bei den Bryineen und Phascaceen die einer oben und unten offenen Tonne, es wird also von der Columella durchsetzt; dies ist bei Andreaea nicht der Fall, hier bildet das Archespor eine bogenförmige, gegen unten geöffnete Schicht, wird also von der Columella nicht durchsetzt, ähnlich wie dies bei Sphagnum der Fall ist (Fig. 139). Die Phascacee Archidium zeigt gar keine Differenzirung eines Archespors; einige wenige weder der Zahl (1—7) noch der Lage nach bestimme Zellen des Endotheciums werden zu Sporenmutterzellen, in denen durch Tetraedertheilung je vier Sporen entstehen. Dies ist offenbar die niederste Form, die in ihrer Entwicklung Anklänge an die Embryoentwicklung der Lebermoose zeigt, indem hier eine Sonderung des Endotheciums in sterile und fertile Zellen nicht eigentlich eintritt, da unter Umständen jede der Endotheciumzellen zur Sporenmutterzelle werden kann. Bei Sphagnum endlich hat das Endothecium dieselbe Gestalt wie bei Andreaea, es entsteht aber aus dem Amphithecium. Ob nun diese Entstehung aus Amphi- oder Endothecium wirklich als wichtiger Unterschied zu betrachten ist, das erscheint noch fraglich, immerhin mag dies Verhalten mit zur Charakteristik der in vielen Beziehungen so abweichenden Sphagnaceen dienen. Wir geben im Folgenden noch einmal nach Leitgeb[1]) eine Übersicht über die Entwicklungstypen der Laubmoossporogone.

A. Das Archespor entsteht aus dem Amphithecium:

1) Sphagnaceentypus. A. Das Endothecium bildet nur die Columella, welche aber das Archespor nicht durchsetzt, sondern von ihm überdacht wird.

B. Das Archespor entsteht aus dem Endothecium, sämmtliche Sporogone besitzen eine zweischneidige Scheitelzelle.

2) Archidiumtypus. Im Endothecium sporenbildende und steril bleibende Zellen durch einander gemengt. Der Sporensack ist von der

---

1) Das Sporogon von Archidium. Sitzb. der Wiener Akad. LXXX, Bd. 1. Abthl. Novemberheft. 1879, pag. 11 des Sep. Abdr.

Kapselwand durch einen glockenförmigen Intercellularraum getrennt und besitzt keine Columella[1]).

3) Andreaeaceentypus. Das Endothecium differenzirt sich in Archespor und die Columella, welche jenes nicht durchsetzt. Im Amphithecium wird die innerste Schichte zum Sporensacke, der jedoch von dem übrigen Wandgewebe durch keinen Intercellularraum getrennt ist.

4) Bryineentypus. Die Differenzirung erfolgt wie bei Typus 3, aber die Columella durchsetzt den Sporensack, der von der Kapselwand durch einen hohlcylindrischen Intercellularraum geschieden ist.

Das sind die Veränderungen, die im kapselbildenden Theile vor sich gehen. Kommen wir kurz auf die äußere Gestalt des Embryos zurück, so ist zu bemerken, dass derselbe ein meist spindelförmiger Körper ist, dessen unteres Ende sich am Längenwachsthum nicht betheiligt. Eine Anschwellung dieses untern Endes, wie sie bei den Lebermoosen gewöhnlich vorkommt, findet bei Sphagnum und Archidium statt. Die Sporenkapsel entsteht durch eine unterhalb des unthätig werdenden Scheitels des Sporogoniums eintretende, kugelige, eiförmige, oft unsymmetrische Anschwellung, die bei den typischen Laubmoosen erst nach der Streckung des spindelförmigen oder cylindrischen Sporogoniums und nach Emporhebung der Calyptra angelegt wird. Die Sporen entstehen zu vier aus einer Mutterzelle, die Vorbereitung zur Sporenbildung erfolgt innerhalb derselben Kapsel überall gleichzeitig. Die reifen Sporen sind rundlich oder tetraedrisch, mit einem dünnen, feingranulirten Exospor umgeben, welches gelblich, bräunlich, purpurn gefärbt ist. Neben Protoplasma enthalten sie Chloro-

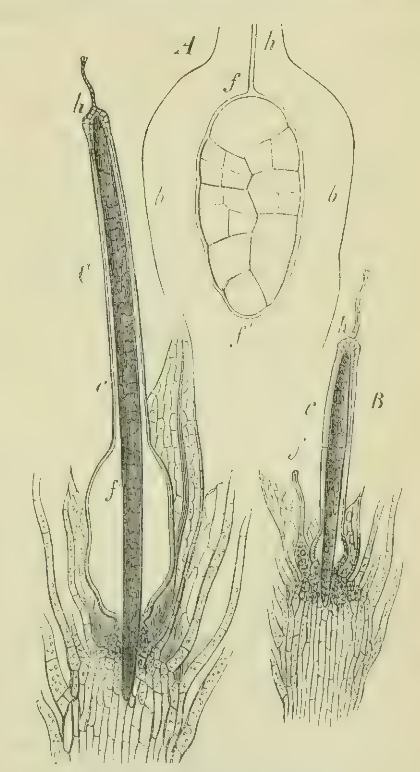


Fig. 132. Funaria hygrometrica; *A* Anlage des Sporogoniums *ff'* im Bauche *bb* des Archegoniums (optischer Längsschnitt, 500). — *B*, *C* verschiedene weitere Entwicklungsgrade des Sporogoniums *f* und der Calyptra *c*; *h* Hals des Archegoniums (ungefähr 40 mal vergr.).

[1]) Auch bei der Phascacee Ephemerum liegen die halbreifen Sporen vollkommen frei im Kapselraum. Hier ist aber der Vorgang ein anderer, die Columella wird angelegt ganz wie bei den Bryineen, nachträglich aber von den heranwachsenden Sporenmutterzellen verdrängt und resorbirt. Vgl. N. J. C. Müller: Die Entwicklungsgeschichte der Kapsel von Ephemerum in Pringsheim's Jahrb. f. wissensch. Botanik VI pag. 237 ff.

phyll und Oel. Ihre Größe ist bei Archidium, wo nur 16 in einer Kapsel sich bilden, etwa $^1/_5$ mm, bei der hochausgebildeten Dawsonia kaum $^1/_{200}$ mm (SCHIMPER). Die Sporen bleiben trocken aufbewahrt oft lange keimfähig, im Feuchten keimen sie oft nach wenigen Tagen, bei Sphagnum oft erst nach 2—3 Monaten.

Die zur Ausbildung des Sporogoniums nöthige Zeit ist bei den verschiedenen Arten sehr verschieden, aber im Verhältniss zur Kleinheit des Körpers, um den es sich handelt, meist sehr lang. Die Pottien blühen im Sommer und reifen ihre Sporen im Winter, die Funarien blühen beständig und haben beständig Sporogonien in allen Entwicklungsgraden, sie brauchen wahrscheinlich 1—2 Monate, Phascum cuspidatum entwickelt sich im Herbst aus seinem unterirdischen perennirenden Protonema und reift seine Sporen in wenigen Wochen vor dem Winter. Dagegen blühen die Hypnen der Sümpfe (H. giganteum, cordifolium, cuspidatum, nitens u. a.) im August und September und reifen ihre Sporen im Juni des nächsten Jahres, sie brauchen oft 10 Monate zur Ausbildung ihrer Sporogonien; H. cupressiforme hat im Herbst gleichzeitig Blüthen und reife Sporen, braucht also ein Jahr, ebensolange brauchen manche Bryum- und Philonotisarten, auch manche im Mai und Juni blühende Polytrichen (KLINGGRÄFF, Bot. Ztg. 1860, p. 344).

Die Klasse der Laubmoose kann eingetheilt werden in vier (einander indes nicht gleichwerthige) Gruppen.

1) Sphagnaceen,
2) Andreaeaceen,
3) Phascaceen,
4) Aechte Laubmoose (Bryinae),

von denen 1) nur eine Gattung, 2) und 3) nur wenige Gattungen, 4) alle übrigen ungemein zahlreichen Gattungen umfasst; die ersten 2 Gruppen erinnern in mancher Hinsicht an die Lebermoose, selbst bei den ächten Laubmoosen finden sich einige Gattungen, die noch Anklänge an jene zeigen: die niedrigsten Formen aller Gruppen zeigen manche Ähnlichkeiten, die den höchstentwickelten fehlen, es sind also 4 divergirende Reihen, von denen 3) und 4) auch in eine einzige zusammengefasst werden können.

1) Die Sphagnaceen[1]) umfassen nur die eine Gattung: Sphagnum. Wenn die Sporen im Wasser keimen, so entwickeln sie ein verzweigtes Protonema, an welchem die Blattknospen unmittelbar seitlich erscheinen (Fig. 133 *C*); auf fester Unterlage dagegen bildet das kurze Protonema zunächst einen sich verzweigenden Flächenvorkeim (Fig. 134), auf welchem (ähnlich wie bei Tetraphis) die Blattknospen hervortreten; die beblätterten Stengel erzeugen nur in ihrer Jugend feine Wurzelhaare, die reiche Protonemabildung ächter Laubmoose fehlt ihnen gänzlich. — Der erstarkte Stamm bringt seitlich neben jedem vierten Blatt einen Zweig hervor, der sich schon in frühester Jugend wieder mehrfach verzweigt; es entstehen also regelmäßig gestellte Zweigbüschel, die am Gipfel des Stammes ein Köpfchen bilden, tiefer abwärts aber weiter aus einander

---

1) W. P. SCHIMPER: Versuch einer Entwicklungsgeschichte der Torfmoose. Stuttgart, 1858. (Mit vielen prachtvollen Tafeln.)

rücken. Die einzelnen Zweige entwickeln sich in verschiedener Weise; unter dem Gipfel tritt jedes Jahr nach der Fruchtreife einer hervor, der sich dem Hauptstamme gleich ausbildet und neben dessen Fortsetzung emporwächst, so dass der Stamm jährlich eine falsche Gabelung bekommt; durch langsam von unten her fortschreitendes Absterben der Pflanzen werden diese Innovationssprosse später abgetrennt und selbstständige Pflanzen. Von den Zweigen jedes Büschelastes dagegen wenden sich einige abwärts, sie werden lang und dünn, fein zugespitzt und legen sich dicht an den Hauptstamm abwärts an, eine dicht anliegende Hülle um ihn bildend; andere Zweige jedes Büschels wenden sich aufwärts. — Die mit breiter Basis dem Stamm und den Zweigen aufsitzenden, meist nach der Divergenz $^2/_5$ geordneten Blätter sind zungenförmig oder vorn zugespitzt und, mit Ausnahme der ersten am jungen Stamm, aus zweierlei, regelmäßig angeordneten Zellen

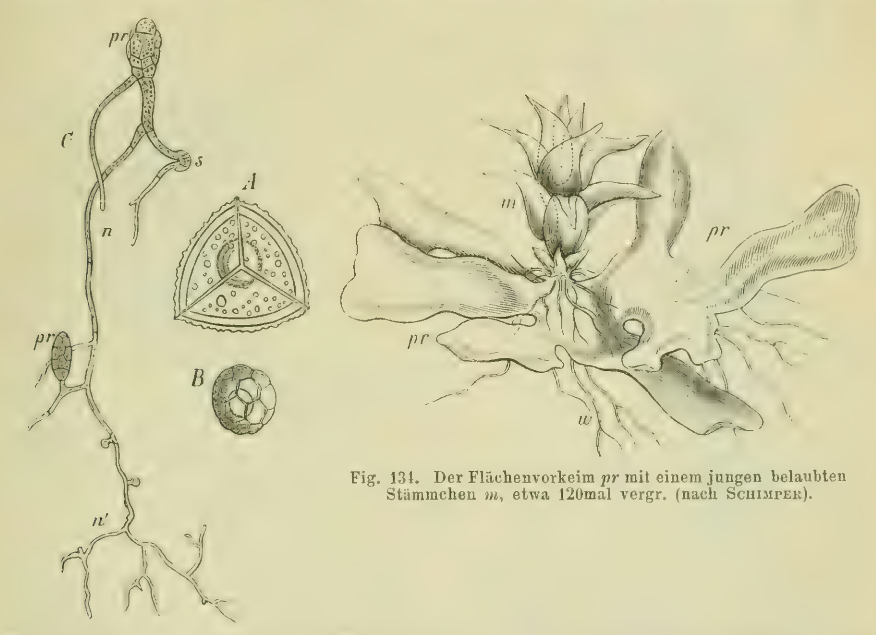


Fig. 134. Der Flächenvorkeim *pr* mit einem jungen belaubten Stämmchen *m*, etwa 120mal vergr. (nach SCHIMPER).

Fig. 133. Sphagnum acutifolium nach SCHIMPER; *A* eine große Spore, vom Scheitel aus gesehen; *B* eine Mikrospore; *C* ein Protonema, *n*, *n'* aus der Spore *s* entstanden, bei *pr* die Anfänge junger Pflanzen.

zusammengesetzt; das junge Blatt besteht selbstverständlich aus gleichartigem Gewebe. bei der weiteren Ausbildung differenziren sich aber die Zellen der nervenlosen Lamina in große, weite, ungefähr lang rhombische und in enge, schlauchartige, die zwischen jenen hinlaufen, sie begrenzen und unter sich netzartig verbunden sind; sie sind zwischen jenen gewissermaßen eingeklemmt; die großen Zellen verlieren ihren gesammten Inhalt, erscheinen daher farblos, ihre Wände zeigen unregelmäßige, weitläufig gewundene schmale Schraubenbänder, außerdem große Tüpfel, deren jedes mit einer Verdickungsleiste umrandet ist, während die den Tüpfel verschließende Hautstelle resorbirt wird; so entstehen große meist kreisrunde Löcher in der Membran der farblosen Zellen. Die dazwischen liegenden schlauchförmigen, engen Zellen behalten ihren Inhalt, bilden Chlorophyllkörner und stellen also das ernährende Blattgewebe dar, dessen Gesammtfläche aber geringer ist, als die des farblosen Gewebes (Fig. 138). — Die Axen bestehen aus drei Gewebeschichten, deren innerste einen axilen Cylinder dünnwandiger, farbloser, parenchymatischer, langgestreckter Zellen darstellt; er ist umhüllt von einer Schicht dickwandiger, getüpfelter, in den Wänden braun gefärbter, fester (verholzter?)

prosenchymatischer Zellen; das Hautgewebe der Axen endlich besteht aus 1—4 Schichten sehr weiter, dünnwandiger, inhaltsloser Zellen, die bei Sph. cymbifolium ähnlich denen der Blätter Spiralfasern und runde Löcher besitzen (Fig. 136). Diese farblosen Zellen, sowohl der Blätter als der Hautschicht des Stammes und der Zweige, dienen der Pflanze als Capillarapparate, durch welche das Wasser der Sümpfe, auf denen sie wächst, em-



Fig. 135. Sphagnum acutifolium nach SCHIMPER; Stammstück unterhalb des Gipfels; *a* die männlichen Zweige, *b* Blätter des Hauptstammes, *ch* Perichaetialäste mit alten, noch eingeschlossenen Sporogonien (5—6mal vergr.).

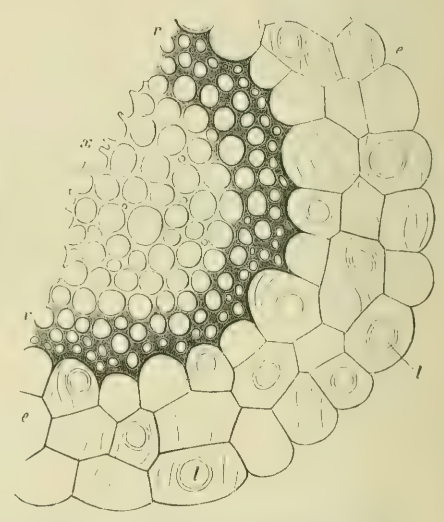


Fig. 136. Querschnitt des Stämmchens von Sphagnum cymbifolium (900): *x* innere Zellen mit farblosen Wänden, *r* Rindenzellen, nach außen immer enger und dickwandiger werdend, *ee* peripherische Rindenschicht, *l* Löcher, durch welche die Zellen derselben mit einander communiciren.

porgehoben und den Gipfeltheilen zugeleitet wird; daher kommt es, dass die beständig aufwärts wachsenden Sphagnen, auch dann, wenn ihre Rasen schon hoch über dem Niveau des Wassers stehen, doch bis zum Gipfel hinauf schwammartig durchwässert sind.

Die Archegonien und Antheridien entstehen auf Zweigen der Büscheläste, so lange diese noch dem Gipfel des Hauptstammes nahe sind, dem Köpfchen des Gipfels angehören. Die Blüthezeit fällt meist in den Herbst und Winter, ohne indessen ausschließlich darauf beschränkt zu sein. Antheridien und Archegonien sind immer auf verschiedene Zweige vertheilt, zuweilen auch diöcisch, und in diesem Falle bilden männliche und weibliche Pflanzen abgesonderte größere Rasen. Wenn während der Ausbildung der Sporogonien bei trockenem Wetter kein weiteres Wachsthum des Hauptstammes eintritt, so findet man diese später noch an den Gipfelköpfchen vor, erfolgt aber bei hinreichendem Wasservorrath starkes Längenwachsthum, so rücken die fertilen Zweige aus einander und erscheinen tiefer am Stamm, die Sporogonien und älteren Antheridienkätzchen sind also von dem Gipfel entfernt, obgleich sie zur Blüthezeit diesem nahe standen. Die antheridientragenden Zweige zeichnen sich gewöhnlich schon äußerlich durch ihre dicht ge-

drängten, schöne Orthostichen oder schraubige Parastichen bildende Blätter aus, die sich dachziegelartig decken und häufig gelb, schön roth oder besonders dunkelgrün gefärbt sind und daran leicht erkannt werden (Fig. 135 *a*, *a*). Die Antheridien stehen am ausgebildeten Spross n e b e n den Blättern; da sie niemals gipfelständig sind und nur im mittleren Theil des männlichen Zweiges neben jedem Blatte eins steht, so kann dieser am Gipfel später fortwachsen und in einen gewöhnlichen Flagellenast übergehen. Schon durch diese Stellung der Antheridien, noch mehr durch deren rundliche Form und den langen Stiel, sind die Sphagneen manchen Jungermannien ähnlich; die Art, wie sie sich öffnen (s. die Fig. 137), erinnert ebenfalls mehr an die Lebermoose, als an die Laubmoose. Die Archegonien entstehen auf dem stumpfen Ende des weiblichen Zweiges, dessen obere Blätter eine knospenartige Hülle bilden; innerhalb dieser sind aber zur Befruchtungs-

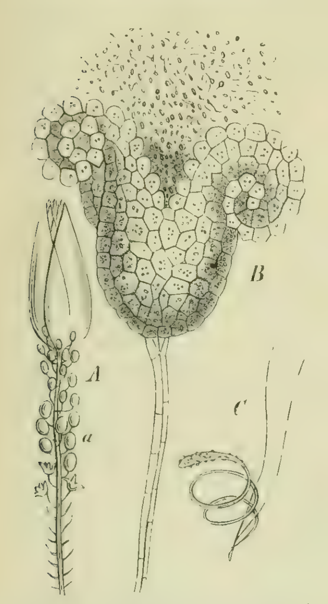


Fig. 137. Sphagnum acutifolium: *A* ein männlicher Zweig, theilweise entblättert, um die Antheridien *a* zu zeigen; *B* ein geöffnetes Antheridium, sehr stark vergr.; *C* reifes bewegliches Spermatozoid (nach SCHIMPER).

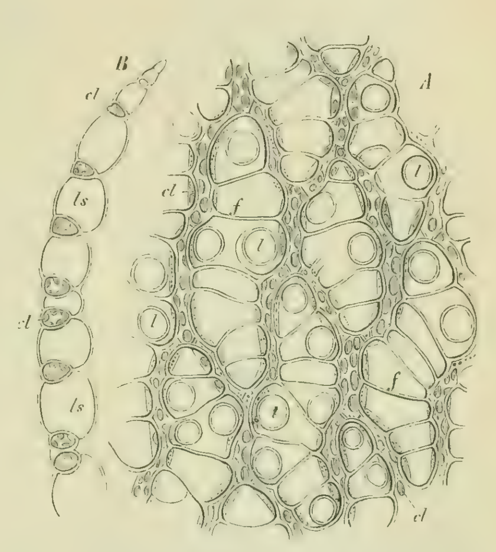


Fig. 138. Sphagnum acutifolium: *A* ein Theil der Blattfläche von oben gesehen; *cl* chlorophyllhaltige schlauchförmige Zellen, *f* die Schraubenbänder, *l* die Löcher der leeren, großen Zellen. — *B* Querschnitt des Blattes; *cl* die chlorophyllhaltigen, *ls* die großen, leeren Zellen.

zeit noch die jungen Perichaetialblätter enthalten, die sich später weiter entwickeln. Die Archegonien gleichen vollständig denen der übrigen Laubmoose, meist werden ihrer mehrere in einem Perichaetium befruchtet, aber nur eins bringt sein Sporogonium zur Ausbildung. Diese findet innerhalb des Perichaetiums statt; erst dann erhebt sich der Gipfel des Zweiges, um zu einem langen nackten Träger auszuwachsen und das in seiner Calyptra befindliche Sporogonium hoch über das Perichaetium emporzuheben; dieses sogen. Pseudopodium darf also durchaus nicht mit der Seta anderer Moose verwechselt werden. Fig. 139 *B* zeigt das innerhalb der Calyptra entwickelte Sporogonium im Längsschnitt, fast reif. Sein unterer Theil bildet einen dicken Fuß, der in das zur Vaginula umgebildete Ende des Pseudopodiums eingesenkt ist. Zur Anlage der Sporenmutterzellen wird eine kugelkappenförmige Zellenschicht unter dem Scheitel der kugeligen Kapsel verwendet; der darunter befindliche Theil des inneren Gewebes bildet eine niedrige, ungefähr halbkugelige Säule, die man auch hier als Columella (Mittelsäulchen) bezeichnet, obgleich sie sich von der der ächten Laubmoose dadurch unterscheidet,

dass sie nicht bis zum Scheitel der Kapsel emporreicht. — Die Sporenbildung aus den Mutterzellen gleicht der der ächten Laubmoose; es kommen aber außer den gewöhnlichen (großen) Sporen in besonderen kleineren Sporogonien noch kleinere Sporen vor, welche einer weitergehenden Theilung der Mutterzellen ihre Entstehung verdanken, wahrscheinlich aber nur Deformationen vorstellen (vergl. Fig. 133 *B*). Die Sporenkapsel öffnet sich durch Ablösung eines Deckels, des oberen Segments der Kugel, welches zuweilen durch stärkere Convexität sich auszeichnet. Die Calyptra, welche das heranwachsende Sporogonium als feine Hülle dicht umgiebt, wird unregelmäßig zerrissen.

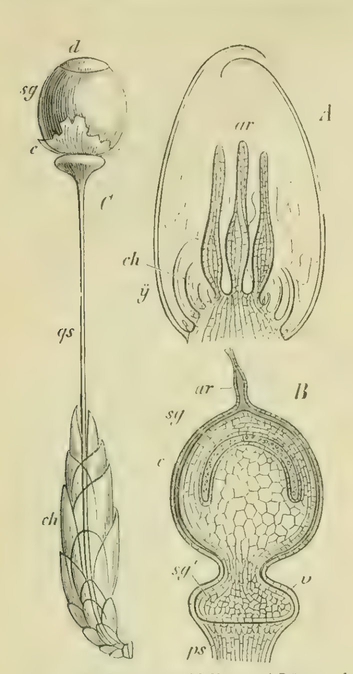


Fig. 139. Sphagnum acutifolium: *A* Längsschnitt der weiblichen Blüthe, *ar* Archegonien, *ch* Perichaetialblätter, noch jung, *y* die letzten Blätter des sog. Perigyniums. *B* Längsschnitt des Sporogoniums *sg*, dessen breiter Fuß *sg'* in der Vaginula *v* steckt, während die Kapsel von der Calyptra *c* umgeben ist, auf dieser Archegoniumhalh *ar*, *ps* das Pseudopodium. — *C* Sphagnum squarrosum, reifes Sporogonium *sg* mit dem Deckel *d* der zerrissenen Calyptra *c*; *qs* das gestreckte Pseudopodium aus dem Perichaetium *ch* hervorwachsend (nach Schimper).

2) Die Andreaeaceen[1]) sind rasenbildende, kleine, reich beblätterte und verzweigte Moose, deren sehr kurzgestielte Kapsel, ähnlich wie bei den Sphagneen, auf einem blattlosen Pseudopodium über das Perichaetium emporgehoben wird. Die längliche, oben zugespitzte Kapsel hebt die Calyptra wie bei den ächten Laubmoosen als spitzes Mützchen empor, während die kurze Seta in der Vaginula verborgen bleibt. — Der Körper des jungen Sporogoniums gliedert sich in ein mehrschichtiges Wandungsgewebe, welches die einfache Schicht der Sporenmutterzellen ohne zwischenliegenden Hohlraum umgiebt, und eine centrale Gewebemasse, die Columella; ähnlich wie bei den Sphagneen bildet die sporenerzeugende Zellschicht eine oben geschlossene Glocke, unter welcher die Columella endigt. Die reife Kapsel öffnet sich nicht durch einen Deckel, sondern durch vier Längsrisse an den Seiten; es entstehen so vier am Scheitel und an der Basis verbundene Klappen, welche sich bei feuchtem Wetter schließen, bei trockenem wieder öffnen.

3) Die Phascaceen sind kleine Moose, deren niedrige Stengel bis zur Sporenreife dem Protonema aufsitzen; sie können als die niedrigste Stufe der folgenden Gruppe betrachtet werden, zu welcher die Gattung Phascum den Übergang macht; sie unterscheiden sich aber sämmtlich dadurch, dass ihre Sporenkapsel sich noch nicht durch einen Deckel öffnet, sondern, durch Verwesung zerstört, die Sporen entlässt. Während die Gattungen Phascum und Ephemerum die innere Differenzirung der Sporenkapsel in einer den ächten Laubmoosen wesentlich entsprechenden Weise, wenn auch in einfacheren Abstufungen zeigt, weicht die Gattung Archidium wie oben erwähnt beträchtlich ab. Der Stiel des Sporogoniums schwillt ähnlich wie bei den Sphagnen und selbst an die Lebermoose erinnernd an; die rundliche Kapsel sprengt die Calyptra seitwärts ab, ohne sie als Mütze emporzuheben. Über die sonstigen Differenzen vgl. das oben Gesagte.

---

1) Kühn, Zur Entwicklungsgeschichte der Andreaeaceen Leipzig 1870. (Mittheilungen aus dem Gesammtgebiet der Botanik von Schenk und Lürssen I. Bd.).

4) Bei den ächten Laubmoosen (Bryinae) ist das Sporogonium immer (meist lang) gestielt; der Stiel (Seta) cylindrisch, unten stumpf zugespitzt, der Vaginula eingekeilt; die Sporenkapsel öffnet sich immer durch Abwerfen ihres oberen Theils als Deckel

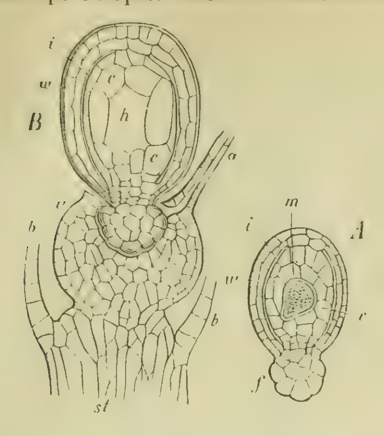


Fig. 140. Archidium phascoides; *A* Längsschnitt des jungen Sporogoniums, die Mutterzelle *m* der Sporen zeigend; *B* Längsschnitt durch das junge Sporogonium sammt der Calyptra und Vaginula; *f* Fuß des Sporogoniums, *w* Wand der Kapsel, *i* der Intercellularraum, *c* Columella, *h* Höhlung, aus welcher die Sporenmutterzelle in *B* herausgefallen; *v* Vaginula, *st* Stamm, *b* Blätter, *a* Archegoniumhals (nach Hofmeister) (200).

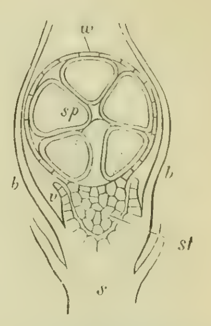


Fig. 141. Archidium phascoides, Längsschnitt durch ein fast reifes Sporogonium, dessen Wandung *w*, dessen Sporen *sp*; *v* die Vaginula, *b* Blätter des Stammes *s* (nach Hofmeister) (100).

(Operculum); dabei löst sich dieser entweder einfach von dem unteren Theil der Urne glatt ab, oder eine Ringschicht von Epidermiszellen wird durch Quellung ihrer inneren

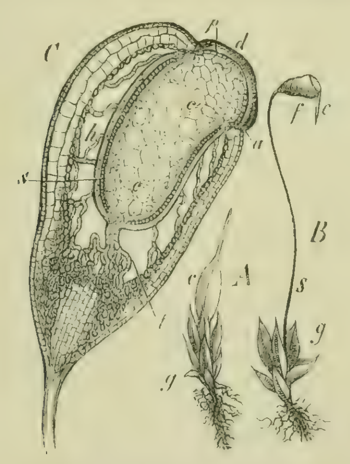


Fig. 142. Funaria hygrometrica; *A* ein belaubtes Stämmchen *g*, mit der Calyptra *c*; *B* eine Pflanze *g* mit dem fast reifen Sporogonium, dessen Seta *s*, Kapsel *f*, Calyptra *c*; *C* symmetrisch halbirender Längsschnitt der Kapsel; *d* Deckel, *a* Annulus, *p* Peristom, *c*, *c'* die Columella, *h* Luftraum, *S* Archespor; bei *A* ist das Gewebe der Columella gelockert in confervenartige Fäden verwandelt.

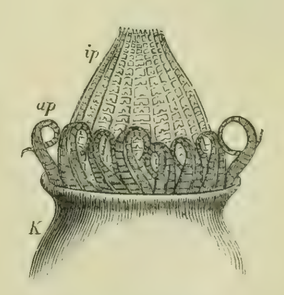


Fig. 143. Die Mündung der Urne von Fontinalis antipyretica 50mal vergr. nach Schimper; *ap* äußeres Peristom, *ip* inneres Peristom.

Wände als sogen. Annulus abgeworfen und so der Deckel von der Urne getrennt. Ganz gewöhnlich erscheint der Rand der Urne nach dem Abwerfen des Deckels mit in 4 oder

2 Reihen geordneten Anhängseln von sehr regelmäßiger und zierlicher Form besetzt; die einzelnen Anhängsel werden als Zähne und Cilien, ihre Gesammtheit als Peristom bezeichnet; fehlt das letztere, so heißt die Urne nacktmündig. — Die Kapsel des Sporogoniums ist anfangs eine solide, homogene Gewebemasse; die Differenzirung ihres Inneren beginnt mit der Bildung eines ringförmigen Intercellularraums, der die aus mehreren Zellschichten bestehende Kapselwand abtrennt; letztere bleibt aber unten und oben mit dem Gewebe der Basis und des Scheitels der Columella in Verbindung; der Intercellularraum wird von Zellreihen durchsetzt, welche von der Kapselwand zur inneren Gewebemasse hinübergespannt sind; sie gleichen meist protonematischen oder Algen-Fäden, sind aber durch bloße Differenzirung des Kapselgewebes entstanden. Sie enthalten gleich den inneren Zellschichten der Wandung Chlorophyllkörner; die äußere Schicht der Kapselwand bildet sich zu einer sehr charakteristischen außen stark cuticularisirten Epidermis aus. — Die dritte oder vierte Zellschicht der inneren Gewebemasse, welche also durch 2 oder 3 Zellschichten (die den Sporensack bilden) von dem ringförmigen Luftraum getrennt ist, ist das Archespor; die Zellen desselben zeichnen sich zunächst durch ihre dichte Erfüllung mit Protoplasma, in welchem ein großer centraler Kern liegt, aus und sind interstitienfrei mit dem umgebenden Gewebe parenchymatisch verbunden. Aus ihrer Theilung gehen die Sporenmutterzellen hervor, die sich durch Verflüssigung der Häute isoliren und nun in dem mit Flüssigkeit erfüllten Raume des Sporensackes schwimmen, bis sie durch abermalige Theilung die Sporen selbst bilden. Als Sporensack bezeichnet man nämlich die Zellschichten, durch welche der große Luftraum von den Sporenmutterzellen getrennt wird; die den Sporenraum nach der axilen Seite hin (Fig. 147 *i*) begrenzenden Schichten bilden den innern Sporensack; seine Zellen enthalten beiderseits stärkebildende Chlorophyllkörner. Das innere chlorophyllarme, großzellige Gewebe, welches also vom Sporensack rings umgeben ist, wird als Columella unterschieden. Bei dem Abwerfen des Deckels wird der Sporensack zerrissen, die Columella bleibt vertrocknend stehen und bei den Polytrichen bleibt außerdem eine im Deckelraum horizontal ausgebreitete Zellschicht mit den Spitzen der Zähne verbunden, von diesen über die Öffnung der Urne getragen, das Epiphragma.

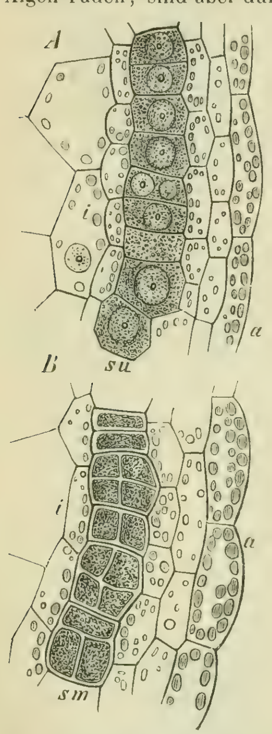


Fig. 144. Funaria hygrometrica, Querschnitte durch den Sporensack, bei *A* das Archespor *su*, bei *B* die noch nicht isolirten Sporenmutterzellen (*sm*) umfassend; *a* Außenseite, *i* Innenseite des Sporensacks (500).

Von den oben angedeuteten Strukturverhältnissen müssen wir die Entstehung des Peristoms noch etwas näher ins Auge fassen. Bei den Gattungen, welche wie Gymnostomum kein Peristom bilden, ist das den Innenraum des Deckels erfüllende Parenchym gleichförmig und dünnwandig; es zieht sich bei der Reife der Kapsel vertrocknend im Grunde des Deckels, der wesentlich nur von der Epidermis gebildet wird, zusammen, oder es bleibt mit der Columella in Verbindung und stellt an deren Gipfel eine Verdickung dar, welche über die Öffnung der Urne emporragt, oder es bildet eine Art Diaphragma, welches die Urnenmündung nach dem Abfallen des Deckels verschließt (Hymenostomum). Den Übergang zu den mit ächtem Peristom versehenen Gattungen macht Tetraphis; hier fällt die feste Epidermis des oberen conischen Theils der Kapsel als Deckel ab, während das ganze in ihm enthaltene Gewebe, dessen beide äußere Schichten dickwandig sind, sich kreuzweise in 4 Lappen spaltet; diese werden auch hier von den Systematikern als Peri-

stom bezeichnet, obgleich ihre Entstehung und ihr Bau von dem des ächten Peristoms bei den übrigen Gattungen weit abweicht. Mit Ausnahme der Polytrichaceen bestehen nämlich weder die Zähne, noch die Cilien aus Zellgewebe, sondern nur aus verdickten

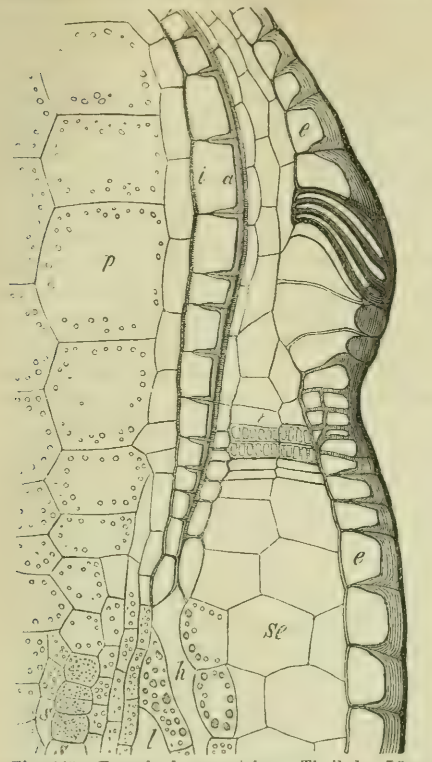


Fig. 145. Funaria hygrometrica. Theil des Längsschnitts der unreifen Kapsel.

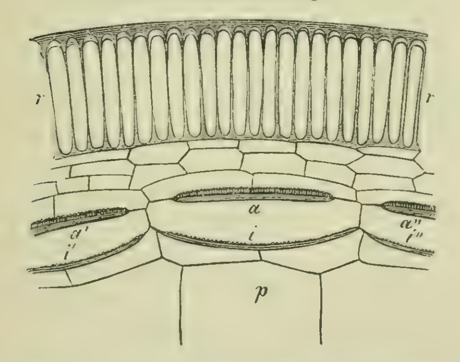


Fig. 146. Theil des Querschnitts durch den Deckel von Funaria hygrometrica (vergl. den Text).

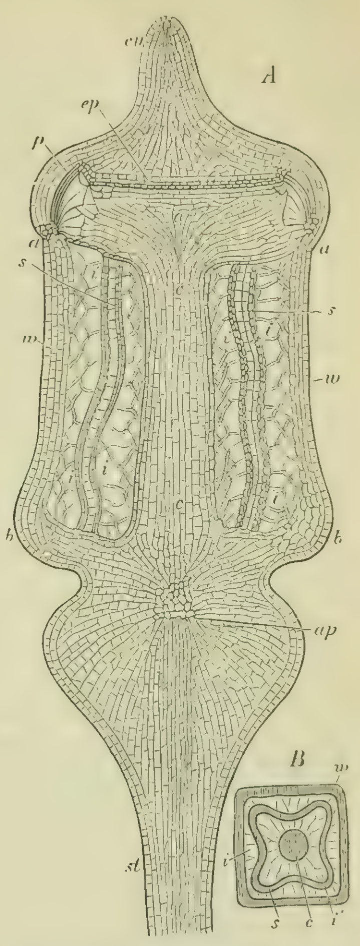


Fig. 147. *A* Längsschnitt der Kapsel von Polytrichum piliferum nach Lantzius-Beninga, 15mal vergr.; *B* der Querschnitt etwa 5mal vergr.; *w* Wandung der Kapsel, *cu* Deckel; *c c* Columella, *p* Peristom, *ep* Epiphragma, *a a* der Annulus; *i i* die Lufträume durchzogen von algenähnlichen Zellfäden, *s* Sporensack, die Urmutterzellen enthaltend; *st* die Seta, deren oberer Theil *ap* die Apophyse bildet.

und verhärteten Stellen der Häute einer Zellschicht, welche durch einige zartwandige Zellschichten von der als Deckel abfallenden Epidermis getrennt ist; indem die letzteren sowohl als die zarten Stellen jener zerreißen und schwinden, bleiben nach dem Abfallen des Deckels die verdickten Wandstücke übrig.

Ein Beispiel wird dies klar machen. Fig. 145 stellt einen Theil des die Kapsel von Funaria hygrometrica symmetrisch halbirenden Längsschnittes dar, entsprechend der mit *a* bezeichneten Stelle bei Fig. 142 *C*, *ee* ist die auf der Außenseite stark verdickte, rothbraun gefärbte Epidermis; an der Stelle wo sie sich ausbuchtet, sind ihre Zellen eigenthümlich geformt, sie bilden den Ring (annulus), *se* ist das zwischen der Epidermis, der Urne und dem Luftraum *h* liegende Gewebe, das großzellige Gewebe *p* ist die Fortsetzung der Columella innerhalb des Deckelraums, bei *S* sieht man die obersten Zellen des Archespors. Gerade oberhalb des Luftraums *h* erhebt sich nun die Zellschicht, welche das Peristom bildet. Ihre nach außen gekehrten Wandungen *a* sind stark verdickt und schön roth gefärbt, die Verdickung setzt sich noch theilweise auf die Querwände fort, die auf der axilen Seite gelegenen Längswände derselben Zellschicht *i* sind ebenfalls gefärbt, aber weniger verdickt. Fig. 146 zeigt ferner einen Theil des Querschnitts durch den Basaltheil des Deckels; *r r* sind die unmittelbar über dem Ring gelegenen Epidermiszellen, den unteren Rand des Deckels bildend; *a* und *i* die verdickten Stellen der mit dem Deckel concentrischen Zellschicht, die das Peristom bilden. Ein Schnitt nahe dem Scheitel des Deckels würde statt der breiten Verdickungsmassen *i*, *i'*, *i''* nur den mittleren Theil der Innenwand, aber stärker verdickt, zeigen. Stellt man sich nun vor, dass bei der Reife der Kapsel der Ring und Deckel abfallen, die Zellen *p* und die zwischen *a* und *e* (Fig. 145) liegenden Zellen schwinden, dass ebenso die dünnen Zellhautstücke, zwischen *a*, *a'*, *a''* und zwischen *i*, *i'*, *i''* in Fig. 146 zerstört werden, so bleiben die rothen dicken Wandstücke allein übrig; sie bilden 16 Paar zahnartiger, oben zugespitzter Lappen, die in zwei concentrischen Kreisen den Rand der Urne krönen; die äußeren werden als Zähne, die inneren als Cilien bezeichnet. Die verdickten Zellen bei *i* in Fig. 145 verbinden die Basis der Zähne mit dem Rande der Urne. Je nachdem nun die das Peristom bildende Zellschicht im Querschnitt aus mehr oder weniger Zellen besteht, je nachdem innerhalb einer dieser Stellen eine oder zwei verdickte Zellen sich bilden, wird die Zahl der Zähne und Cilien wechseln; sie beträgt aber immer ein Multiplum von 4, gewöhnlich 16 bis 32. In vielen Fällen bleibt die Verdickung bei *i* weg, alsdann ist das Peristom einfach und nur von den Zähnen der äußeren Reihe gebildet. Häufig sind die Verdickungen bei *a* viel mächtiger als bei Funaria, die Zähne also dicker. Die verdickten Wandstellen können auch seitlich unter einander ganz oder stellenweise verschmelzen, dann bilden die Theile des Peristoms entweder unten oder oben eine Haut, die Zähne scheinen oben gespalten, das Endostom ist, statt aus Cilien, aus einem Gitter von Längs- oder Querleisten zusammengesetzt (Fig. 143) u. s. w. Es tritt hier eine Mannigfaltigkeit auf, deren Verfolgung leicht wird, wenn man sich das Princip klar gemacht hat. — Die innere und äußere Seite der Peristomzähne ist verschieden hygroskopisch; durch wechselnde Luftfeuchtigkeit krümmen sie sich daher bald einwärts, bald auswärts, zuweilen schraubig um einander (Barbula).

Die Polytrichen, zu denen die größten und vollkommensten Moose gehören, weichen im Bau ihrer Kapsel mehrfach von den übrigen ab. Die Zähne des Peristoms werden hier nicht bloß von einzelnen Membranstücken, sondern von Bündeln verdickter Faserzellen gebildet; diese Bündel sind hufeisenförmig, die aufwärts gerichteten Schenkel je zweier Bündel bilden zusammen einen der 32—64 Zähne. Eine die Spitzen der Zähne verbindende Zellenschicht *ep* (Fig. 147) bleibt nach dem Abfallen des Deckels und der Vertrocknung der benachbarten Zellen als Epiphragma über der Urne ausgespannt. Der Sporensack ist bei manchen Arten, wie Polytr. piliferum, durch einen Luftraum von der Columella getrennt, der gleich dem äußeren Luftraum von confervenartigen Zellreihen durchsetzt wird. Bei den meisten Polytrichen ist die Seta unter der Kapsel angeschwollen, eine Erscheinung, die in etwas anderer Weise bei der Gattung Splachnum sich wiederholt, wo sich dieser Theil (die Apophyse) zuweilen als flache Scheibe quer ausbreitet.

Dritte Gruppe.

Die Gefässkryptogamen.

Unter diesem Namen[1]) fassen wir die Farne, Ophioglosseen, Schachtelhalme (im weiteren Sinne), Lycopodiaceen, Selaginellen und Isoëten zusammen. Wie bei den Muscineen gliedert sich auch hier der Entwicklungsprozess in zwei morphologisch und physiologisch scharf geschiedene Generationen: aus der Spore nämlich entsteht zunächst eine geschlechtliche Generation: aus dem befruchteten Archegonium derselben geht dann zweitens eine neue Pflanze hervor, die keine Geschlechtsorgane, wohl aber zahlreiche Sporangien bildet; bei den Farnen und Equiseten sind die Sporen unter sich gleichartig, die Farnabtheilungen der Salviniaceen und Marsiliaceen, ferner die Selaginellen und Isoëten erzeugen dagegen zweierlei Sporen, große und kleine, Makro- und Mikrosporen.

Die den Sporen entsprossene Geschlechtsgeneration bleibt bei den Gefäßkryptogamen immer ein Thallus, sie erhebt sich niemals, wie bei den höher entwickelten Moosen, zu einer Gliederung in Stamm und Blatt, sie bleibt klein und zart und schließt ihr Leben mit beginnender Ausbildung der zweiten Generation ab (sofern sie nicht durch adventive Sprossungen perennirt, vgl. namentlich Gymnogramme leptophylla); sie erscheint daher äußerlich als ein bloßer Vorläufer der weiteren Entwicklung, als ein Uebergangsgebilde zwischen der keimenden Spore und der mannigfach gegliederten zweiten Generation; daher der Name Prothallium für die erste, Geschlechtsorgane erzeugende Generation der Gefäßkryptogamen.

Bei den Farnen, Equiseten und anderen ist das Prothallium dem Thallus der niedrigsten Lebermoose ähnlich. Diese Prothallien wachsen zuweilen lange Zeit fort, sie enthalten viel Chlorophyll und bilden zahlreiche Wurzelhaare; nachdem sie so durch selbstständige Ernährung hinreichend erstarkt sind, erzeugen sie die Archegonien und Antheridien, meist in größerer Anzahl. Bei den Gefäßkryptogamen, die zweierlei Sporen besitzen und deshalb als heterospore Gefäßkryptogamen bezeichnet werden, also den oben

1) Die Gefäßkryptogamen werden auch als Pteridophyten bezeichnet.

genannten Farnabtheilungen der Selaginellen und Isoëten dagegen ist die Scheidung der Geschlechter schon durch die zweierlei Sporen vorgebildet: die Makrosporen sind nämlich weiblich, insofern sie ein sehr kleines Prothallium entwickeln, welches ausschließlich Archegonien, zuweilen nur ein einziges, producirt; das weibliche Prothallium der Rhizokarpeen tritt als kleines, im Innern angelegtes, später hervortretendes Anhängsel der großen Spore auf und wird von dieser ernährt; bei den Selaginellen und Isoëten entwickelt sich dagegen das Prothallium in der Spore selbst, diese mit einem Gewebekörper erfüllend, nur die Archegonien treten durch Spalten der Sporenhaut zu Tage hervor. Die Mikrosporen dagegen sind männlich, ihr sehr rudimentäres Prothallium erzeugt nur Antheridien.

Die Archegonien der Gefäßkryptogamen sind gleich denen der Muscineen Gewebekörper, bestehend aus einem Bauchtheil, der die Eizelle umschließt, und einem aus vier Längsreihen zusammengesetzten (meist kurzen) Hals; eine Verschiedenheit der beiden Gruppen liegt darin, dass das Gewebe der Bauchwand hier von dem Prothalliumgewebe selbst gebildet wird, der Archegoniumbauch also im Gewebe der ersten Generation eingeschlossen ist, während nur der Hals über dasselbe hervorragt. Seinen Ursprung nimmt das Archegonium aus einer Oberflächenzelle des Prothalliums, welche durch eine tangentiale (perikline) Wand in eine innere und eine äußere Zelle zerfällt; letztere erzeugt durch gekreuzte Längstheilungen und darauffolgende Quertheilungen die vier Zellreihen des mehr oder minder kurzen Halses; die Innenzelle schiebt einen Fortsatz zwischen die Halsreihen, vgl. Fig. 151, der sich zunächst als Halskanalzelle abtrennt, worauf von der unteren größeren Zelle (Janczewski's Centralzelle) abermals eine kleine Portion als Bauchkanalzelle abgetrennt wird; es entsteht also aus der ursprünglichen Innenzelle eine dreizellige axile Reihe, deren unterste Zelle die Eizelle bildet; die beiden Halszellen verschleimen, wie bei den Muscineen. Der so im Hals erzeugte Schleim quillt endlich beträchtlich auf, sprengt die vier Scheitelzellen des Halses und wird ausgestoßen; so entsteht ein offner Kanal, der von außen zum Ei hinführt, der ausgetretene Schleim scheint eine wichtige Rolle bei der Hinleitung der schwärmenden Spermatozoiden zur Halsöffnung zu spielen. Die Befruchtung wird überall durch Wasser vermittelt, das die Öffnung der Antheridien und Archegonien veranlasst und als Vehikel für die Spermatozoiden dient. Das Vordringen dieser letzteren bis zur Eizelle, selbst ihr Eintritt in diese und ihre Verschmelzung mit dem Protoplasma derselben wurde bei verschiedenen Klassen direkt beobachtet. Die Spermatozoiden sind schraubig gewundene Fäden mit meist zahlreichen feinen Wimpern an den vorderen Windungen; sie entstehen ganz ähnlich wie die der Characeen und der Muscineen, d. h. sie gehen der Hauptsache nach aus dem Kern der Spermatozoidmutterzelle hervor, der sich in seiner Peripherie verdichtet und in das Schraubenband des Spermatozoids spaltet. Es bleibt dabei ein

Protoplasmabläschen (Stärkekörner enthaltend) übrig, welches einer hinteren Windung des Spermatozoids adhärirend von diesem oft mit fortgeschleppt, vor dem Eintritt ins Archegonium aber abgestreift wird. Die Mutterzellen der Spermatozoiden entstehen bei den Farnen und Equiseten in Antheridien, welche als rundliche Gewebekörper frei aus dem Prothallium hervorragen, bei den Ophioglosseen, Marattiaceen und Lycopodium in dieses eingesenkt sind; unter den heterosporen Formen bildet Salvinia ein aus der Mikrospore hervortretendes, sehr einfaches Antheridium, während die Marsiliaceen und Selaginelliden ihre Antheridien innerhalb der Mikrospore selbst erzeugen, nachdem sich in dieser ein wenigzelliger (bei Marsilia einzelliger) Gewebekörper gebildet hat, der als rudimentäres Prothallium zu deuten ist.

Die zweite, ungeschlechtliche, Sporen erzeugende Generation entsteht aus der befruchteten Eizelle im Archegonium; schon die ersten Theilungen des Embryos lassen die Anlage der ersten Wurzel, des ersten Blattes und des Stammscheitels erkennen, während zugleich ein seitlicher Gewebeauswuchs des Embryos, der sogen. Fuß, sich am Grunde des Archegoniumbauches anlegt und dem Prothallium die erste Nahrung für den Keim entzieht. — Der Bauch des Archegoniums wächst (wie es scheint mit Ausnahme der Selaginellen) anfangs lebhaft fort, den Embryo einhüllend, bis dieser endlich frei hervortritt, um aber noch einige Zeit den Fuß als Saugorgan darin zu lassen. Dieses Verhalten bietet eine unzweifelhafte Analogie mit der Bildung der Calyptra der Muscineen. Während jedoch die sporenerzeugende Generation der Muscineen ein bloßes Anhängsel der Geschlechtspflanze bleibt, gewissermaßen als Frucht derselben erscheint, entwickelt sich dagegen die entsprechende Generation der Gefäßkryptogamen zu einer stattlichen, hoch organisirten, selbstständigen Pflanze, die schon in früher Jugend von dem Prothallium sich frei macht und sich selbst ernährt. Diese zweite Generation ist das, was man gewöhnlich schlechthin ein Farnkraut, einen Schachtelhalm u. s. w. nennt, sie besteht jederzeit aus einem blättertragenden, meist zahlreiche ächte Wurzeln erzeugenden Stamm; doch können die Wurzeln gelegentlich ganz fehlen, wie bei manchen Hymenophylleen, Psilotum und Salvinia. In vielen Fällen, zumal bei Farnen, Equiseten und (den vorweltlichen) Lycopodiaceen, erreicht die sporentragende Generation großartige Dimensionen bei unbegrenzter Lebensdauer, nur wenige Arten sind (wie Salvinia) einjährig oder sehr klein, von moosähnlichem Habitus, wie Azolla und manche Selaginellen.

Die Blätter sind entweder einfach, ungegliedert oder mannigfach verzweigt (Filicineen); bei derselben Pflanze pflegt jedoch noch keine so große Mannigfaltigkeit der Blattformen durch Metamorphose aufzutreten, wie bei den Phanerogamen.

Die Wurzeln entstehen gewöhnlich in akropetaler Folge am Stamm

(oder an Blattstielen, manche Farne) und verzweigen sich monopodial oder dichotomisch; sie bleiben unter einander gleichwerthig, niemals gewinnt die erste Wurzel die Bedeutung einer Pfahlwurzel wie bei vielen Phanerogamen; von diesen unterscheiden sie sich außerdem dadurch, dass die Seitenwurzeln nicht aus dem Pericambium, sondern aus der innersten Rindenschicht der Mutterwurzel entspringen.

Die Differenzirung der Gewebesysteme tritt bei dieser Pflanzengruppe zum ersten Male in großer Vollkommenheit hervor; Epidermis, Grundgewebe und Gefäßbündel sind immer deutlich geschieden und in mannigfaltigen Zellformen entwickelt. Die Gefäßbündel sind geschlossen, ihr Phloëm (Siebröhrentheil) umgiebt meist wie eine Scheide den Xylemkörper (Gefäßtheil) des einzelnen Stranges.

Die Verzweigung des Stammes der Gefäßkryptogamen ist bei den verschiedenen Klassen sehr verschieden, monopodial oder entschieden dichotomisch oder doch mit Hinneigung zur Dichotomie; axilläre Verzweigung in dem Sinne wie bei den Phanerogamen kommt wahrscheinlich nicht vor.

Die Sporangien werden in den meisten Fällen auf gewöhnlichen, oder eigenthümlich veränderten Blättern erzeugt; wir bezeichnen ein sporangientragendes (fertiles) Blatt mit Schleiden als Sporophyll. Bei Selaginella entspringen die Sporangien über der Axel eines Blattes aus dem Stammvegetationspunkt, und bei Psilotum sind die Sporangien dem Ende eigenthümlich gestalteter Zweigchen eingesenkt. Die Anlage eines Sporangiums geht entweder aus einer einzelnen Oberflächenzelle hervor, wie bei den Farnen (im engern Sinn) einschließlich der Salviniaceen und der Marsiliaceen, oder es betheiligt sich bei der Sporangienbildung eine Zellgruppe wie bei den sämmtlichen übrigen Abtheilungen. In beiden Fällen geht das sporenerzeugende Gewebe auch hier hervor aus einem Archespor, das entweder eine Zelle, eine Zellreihe oder eine Zellschicht ist und schon auf sehr jugendlichen Entwicklungsstadien des Sporangiums hervortritt. Im fertigen Zustand sind die Sporangien rundliche Kapseln von sehr einfachem Bau und geringer Größe. Ein Sporangium mittlerer Entwicklungsstufe besteht aus drei Theilen: 1) einem inneren (sporogenen) Gewebecomplex, der sich später zu Sporenmutterzellen gestaltet; 2) einer oder mehreren Schichten tafelförmiger Zellen, die um denselben eine Auskleidung bilden, die »Tapetenzellen« und 3) die ein- oder mehrwandige Sporangienwand.

Es leuchtet nach allem bisher Gesagten ein, dass die Sporangien der Gefäßkryptogamen zwar physiologisch, nicht aber morphologisch mit dem Sporogonium der Moose äquivalent sind; das letztere stellt für sich allein die ganze zweite Generation der Moose dar, während das Sporangium der Gefäßkryptogamen ein verhältnissmäßig kleiner Auswuchs (meist eines Blattgebildes) der aus Stamm, Blatt und Wurzel bestehenden zweiten Generation ist. Die Entstehung der Sporen selbst aus den Mutterzellen stimmt überein

mit den entsprechenden Vorgängen der Muscineen. Die Mutterzellen isoliren sich auch hier aus dem ursprünglichen Gewebeverband und theilen sich in vier Sporen, wobei der Viertheilung eine Zweitheilung des Kernes der Sporenmutterzelle vorausgeht. Der Unterschied von Makro- und Mikrosporen bei den Salviniaceen, Marsiliaceen, Selaginellen und Isoëten entwickelt sich erst nach der Viertheilung der Mutterzellen, die vorher für beiderlei Sporen gleichartig waren.

Der Nachweis dafür, dass die sogen. Moosfrucht, das Sporogonium der Moose, nach seiner Stellung im Generatioswechsel das Aequivalent der ganzen belaubten und bewurzelten sporentragenden Pflanze der Gefäßkryptogamen ist, wurde schon von Hofmeister 1851 (Vergleichende Untersuchungen p. 139) erbracht. Es ist dies in Verbindung mit den von ihm aufgedeckten Beziehungen der Selaginellen und Isoëten zu den Coniferen eine der folgenreichsten Entdeckungen, die jemals auf dem Gebiete der Morphologie und Systematik gemacht wurde.

Die zahlreichen, eingehenden Arbeiten anderer, unten zu nennender Forscher, haben zu einer tieferen Kenntniss dieser Pflanzengruppe beigetragen, so dass dieselbe jetzt zu den best durchgearbeiten des Pflanzenreiches überhaupt gehört. Durch diese Untersuchungen sind in der Entwicklung der Geschlechtsorgane, des Embryos, der Sporangien, Sporen und der Sporenkeimung so viele gemeinsame, auf der Gemeinsamkeit der Abstammung beruhende Züge nachgewiesen worden, dass diese Gebiete eine vergleichende Behandlung zulassen. Eine solche setzt aber eine Kenntniss der übrigen Verhältnisse schon voraus, weshalb hier die betreffenden Daten bei der Beschreibung der einzelnen Familien geschildert werden sollen.

Systematik. Die Verwandtschaftsbeziehungen der verschiedenen Abtheilungen der Gefäßkryptogamen bedürfen im Einzelnen noch mannigfacher Aufklärung. Die Eintheilung derselben in Isosporen (einerlei Sporen besitzende) und Heterosporen (mit Makro- und Mikrosporen) hat sich als eine künstliche herausgestellt, da innerhalb eines und desselben Verwandtschaftskreises isospore und heterospore Formen auftreten, so sind z. B. bei den Farnen die Polypodiaceen u. a. isospor, die Salviniaceen heterospor, ebenso zeigen die isosporen Lycopodien mit den heterosporen Selaginellen nahe Verwandtschaftsbeziehungen. Als gesonderte Gruppen treten zunächst die Farne im engern Sinn d. h. mit Ausschluss der Marattiaceen und Ophioglosseen, aber mit Einschluss der Salviniaceen hervor, denen sich die Marsiliaceen anschließen. Ebenso zeigen die Ophioglosseen und Marattiaceen nahe Verwandtschaftsbeziehungen. Die Equiseten stehen ziemlich isolirt, die noch übrig bleibenden Gefäßkryptogamen lassen sich in die Gruppe der Lycopodinen zusammenfassen. Eigenartige Abtheilungen, die nur fossil bekannt sind, wenn wir uns an die besser bekannten halten, die Calamiten, Annularien und Asterophylliten, die mit den Equiseten zusammen als Equisetinen zusammengefasst sein mögen, die Sphenophylleen, die Lepidodendren und Sigillarien, von denen die ersteren nichts anderes sind als heterospore Lycopodiaceen, während die Sporangienbildung und damit die systematische Stellung (sie sind wahrscheinlich den Gymnospermen näher verwandt) der Sigillarien noch nicht sicher bekannt ist.

Was nun die gegenseitigen Beziehungen dieser Gruppen anbelangt, so schließen sich die Ophioglosseen und Marattiaceen (von Sachs als Stipulaten zusammengefasst) in ihrer vegetativen Gliederung an die Farne an, sie unterscheiden sich aber von denselben durch ihre Sporangienbildung, die mit der der Equiseten, Lycopodien etc. übereinstimmt. Sie vermitteln also in dieser Beziehung den Übergang zu den anderen Gefäßkryptogamen.

Der Sporangienbildung nach lassen sich die Gefäßkryptogamen in zwei Abtheilungen bringen, von denen die erste, die der Leptosporangiaten, die Formen umfasst, welche Sporangien besitzen, die aus einer Zelle hervorgehen, und bei denen das einzellige Archespor durch eigenthümliche geometrisch definirbare Theilungsvorgänge abgeschnitten wird, die zweite die der Eusporangiaten, bei welchen das Sporangium aus einem Zellcomplex hervorgeht, und das Archespor im einfachsten Falle die unter der Epidermis gelegene (hypodermale) Endzelle der axilen Zellreihe derselben ist. Hierher gehören die Ophioglosseen und Marattiaceen (Stipulaten), die Equisetinen und Lycopodinen[1]. — Im Folgendén wird im Wesentlichen die in der vierten Auflage von Sachs getroffene Eintheilung beibehalten werden, indem bezüglich des Zusammenhangs der einzelnen Gruppen auf das bezüglich der Sporangienbildung eben Erwähnte verwiesen wird. Demnach zerfallen die Gefäßkryptogamen in drei Klassen: die der Filicineen im weiteren Sinne (incl. der eusporangiaten Farne, d. h. der Marattiaceen und Ophioglosseen) der Equisetinen, Sphenophylleen (nur fossile Formen) und Lycopodinen.

I. Die Filicineen.

Die Mehrzahl besitzt einerlei Sporen, welche selbstständig vegetirende monöcische Prothallien erzeugen; nur die Salviniaceen und Marsiliaceen haben weibliche Makrosporen und männliche Mikrosporen, welche rudimentäre, niemals von der Spore befreite Prothallien bilden. — Die zweite Generation ist ein mit kräftigen meist verzweigten Blättern reich belaubter Stamm, der sich entweder gar nicht oder nur spärlich verzweigt, und meist zahlreiche Wurzeln bildet. Die Sporangien entstehen an gewöhnlichen oder an metamorphosirten Blättern zahlreich, gewöhnlich in kleine Gruppen (Sori) vereinigt; die Sporangien sind bei den Ophioglosseen mehr oder weniger in das Gewebe des Sporophylls versenkt und gehen hier wie bei den Marattiaceen aus einer Gruppe von Epidermiszellen, bei den anderen Filicineen aus einer einzigen hervor. Das Archespor ist eine Zelle. Darnach unterscheiden wir zwei Abtheilungen der Filicineen, leptosporangiate und eusporangiate, von denen letztere nur homospore, erstere homospore und heterospore Formen umfassen. — Eine Scheitelzelle an Stamm und Wurzel ist wohl immer vorhanden, wo sie vorkommt, am Stamm zwei- oder dreireihig, an der Wurzel immer dreireihig segmentirt. Die Gefäßbündel sind meist sehr kräftig entwickelt, das vorwiegend aus leiterförmig verdickten Tracheiden bestehende centrale Xylem meist rings von weichem Phloëm umgeben.

A) Leptosporangiate Filicineen (Farne im engeren Sinn). Die Sporangien gehen aus einer Epidermiszelle hervor und besitzen ein charakteristisch gestaltetes, meist tetraedrisches Archespor.

1) Homospore Filicineen. Die unter sich gleichartigen Sporen erzeugen selbstständig vegetirende monöcische Prothallien. — Die zweite Generation ist ein entweder aufrechter und unverzweigter, oder nicht aufrechter und dann meist mehr oder weniger dorsiventraler Stamm, der sich spärlich verzweigt. Die nicht mit stipulis versehenen, in der Jugend nach vorn eingerollten Blätter erzeugen an ihrer nicht oder nur wenig metamorphosirten Lamina sehr zahlreiche, meist in Sori gestellte und mit Indusien versehene Sporangien, welche aus einzelnen Oberhautzellen entstehen und eine centrale Archesporzelle bilden, aus welcher meist 16 Sporenmutterzellen hervorgehen; die Sporangien öffnen sich mit Hilfe eines sogen. Ringes. — Stamm und Wurzeln mit Scheitelzelle; das Grundgewebe neigt zur Bildung braunwandigen Sklerenchyms, welches zumal zur Verstärkung der Strangscheiden dient.

---

1) Vgl. Goebel: Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Sporangien. Bot. Ztg. 1880 und 1881, wo die Homologie der Sporangienentwicklung der Gefäßkryptogamen unter sich und mit der der Phanerogamen nachgewiesen ist.

Familien: 1) Hymenophylleen
2) Cyatheaceen
3) Polypodiaceen
4) Gleicheniaceen
5) Schizaeaceen
6) Osmundaceen.

2) Heterospore Filicinen (»Rhizokarpeen« oder Hydropterides). In zweierlei Sporangien werden weibliche Makro- und männliche Mikrosporen erzeugt; jene bilden kleine von der Spore sich nicht trennende Prothallien, die Mikrosporen erzeugen an sehr rudimentärem Prothallium die Mutterzellen der Spermatozoiden. — Die zweite Generation ist ein dorsiventraler, horizontaler, auf der Rückenseite zwei- oder mehrreihig beblätterter, regelmäßig verzweigter Stamm, der auf der Bauchseite Wurzeln, auf den Flanken Zweige erzeugt (Salvinia wurzellos). Die Sporangien entstehen in ein- oder mehrfächerigen Früchten, welche metamorphosirte Blätter oder Blattzipfel sind, aus einzelnen Oberflächenzellen der Placenten, welche in jedem Fach einen Sorus tragen; die 16 Sporenmutterzellen eines Sporangiums entspringen aus einer centralen Archesporzelle, ganz ähnlich wie bei den homosporen Farnen unter 1. Die Mikrosporen entstehen zahlreich (4×16) in einem Sporangium; das Makrosporangium aber bringt nur eine große Spore zur Reife. — Der Stamm wächst mit zwei- oder dreiseitiger, die Wurzel mit dreiseitiger Scheitelzelle fort.

Familien: 1) Salviniaceen
2) Marsiliaceen.

Bezüglich des Zusammenhanges der heterosporen Filicineen mit den homosporen s. die Darstellung der ersteren.

B) Eusporangiate Filicineen. Die Sporangien gehen aus einer Gruppe von Epidermiszellen hervor, das Archespor ist die hypodermale Endzelle der axilen Zellreihe der Sporangienanlage. Die Antheridien sind ins Prothalliumgewebe versenkt. Es finden sich hier nur homospore Formen. Die ungeschlechtliche Generation ist ein einfacher, gewöhnlich unverzweigter, oft knollenförmiger aufrechter oder schiefer Stamm mit spiralig dicht über einander gestellten Blättern, von denen aber bei den meisten Ophioglosseen jährlich nur eins zur Entfaltung kommt. Die Blätter sind im Verhältniss zum Stamm sehr groß, meist kräftig verzweigt und tragen bei den Marattiaceen gewöhnlich an ihrer Basis dickfleischige Wucherungen, die mit den Nebenblättern höherer Pflanzen verglichen werden können, bei manchen Formen (Danaea) und den Ophioglosseen aber fehlen. Die Sporangien entstehen auf der Unterseite gewöhnlicher Laubblätter oder auf ähren- bis rispenförmigen Sporophyllen; sie sind entweder ins Gewebe des Sporophylls versenkt (Ophioglossum) oder ragen als kugelige, zuweilen mit einander verschmolzene Kapseln über das Gewebe des Sporophylls hervor.

II. Equisetinen.

A) Homospore Equisetinen: Equisetaceen (und Calamiten). Aus den unter sich gleichartigen Sporen entstehen selbstständig vegetirende, meist diöcische (größere weibliche und kleinere männliche) Prothallien. — Die zweite Generation ist ein reichlich verzweigter, in scharf abgegliederte Internodien getheilter Stamm mit verhältnissmäßig kleinen, scheidenförmigen Blattquirlen; an den Stammknoten entspringen die Zweige ebenfalls in Quirlen und in streng akropetaler Folge, unter jedem Zweig kann eine Wurzel entstehen, die sich monopodial verzweigt. Die Sporangien entstehen an schildförmigen, einen gipfelständigen Fruchtstand (Ähre) bildenden Blättern (Sporophyllen) zu je 5—10 als mehrzellige Protuberanzen; die Sporenmutterzellen entspringen aus einem einzelligen, hypodermalen Archespor. — Stamm und Wurzel besitzen eine große Scheitelzelle, welche drei Segmentreihen erzeugt. Die Gefäßbündel des Stammes sind

im Kreis geordnet, mit geringem Xylem, denen der Monocotylen ähnlich; der axile Wurzelstrang ohne Pericambium.

β) Heterospore Equisetinen (nur fossile Formen). — Es finden sich Makro- und Mikrosporen, deren Keimung natürlich unbekannt ist. — Die zweite Generation ist ein reichlich verzweigter, in scharf abgegliederte Internodien abgetheilter Stamm, mit nicht zu einer Scheide vereinigten Btattquirlen, die aus lineären oder lanzettlichen Blättern zusammengesetzt sind. Die Zweige stehen entweder ebenfalls in Quirlen oder zweizeilig (Annularia). — Die Sporangienstände[1]) bestehen aus abwechselnden Wirteln von fertilen und sterilen Blättern.

1) Annularien

2) Asterophylliten.

III. Sphenophyllen.

Nur fossil bekannt, heterospor, die Sporangien sitzen wie bei den Lycopodiaceen auf der Blattbasis (resp. in der Blattaxel). Die mit gabelig gestielten Nerven versehenen Blätter stehen in Wirteln auf den Stammknoten. Das Centrum des letzteren wird eingenommen von einem dreisternigen Tracheïdenkörper.

IV. Lycopodinen.

Die Prothallien entstehen entweder aus einerlei Sporen und sind selbstständig und monöcisch, oder sie entstehen aus zweierlei (Makro- und Mikro-) Sporen, und die weiblichen bleiben dann eingeschlossen bis zur Befruchtung. — Die zweite Generation ist ein einfacher oder wiederholt verzweigter und bewurzelter Stamm, der immer ganz einfache, ungegliederte, verhältnissmäßig kleine, aber sehr zahlreiche, nur von einem einfachen Gefäßbündel durchzogene Blätter trägt. Die Verzweigungen des Stammes und der Wurzeln sind monopodial oder annähernd, nicht selten auch ausgesprochen dichotomisch. Die Sporangien entstehen einzeln auf der Oberseite der Blattbasis oder axillär oder selbst über der Axel am Stamm oder sind dem Ende kurzer Zweige eingesenkt (Psilotaceen). Zu ihrer Anlage werden Zellengruppen verwendet; Anlage des Archespors ähnlich wie bei den andern Eusporangiaten.

A. Lycopodiaceen. 1) Homospore Lycopodiaceen. Aus den unter sich gleichartigen Sporen entstehen selbstständig lebende, monöcische Prothallien. — Stamm und Wurzeln in sich kreuzenden Ebenen dichotomirt; beide ohne Scheitelzelle; Blätter ohne Ligula. Gefäßbündel des Stammes mit mehreren Xylembündeln, welche durch Phloëm getrennt und von solchem umgeben sind.

Hierher gehören *a*) die Lycopodien (nur aus einer Gattung bestehend, *b*) die Phylloglosseen. Der einzige Vertreter dieser Abtheilung ist die kleine, australische Gattung Phylloglossum, die sich durch ihre eigenthümliche Knollenbildung auszeichnet, die Sporangien stehen an einer sonst blattlosen Ähre wie bei Lycopodium auf der Basis von Brakteen.

2) Heterospore Lycopodiaceen (nur fossil), Lepidodendron.

B. Psilotaceen. Es finden sich nur einerlei Sporen, deren Keimung aber unbekannt ist; die Sporangien sind an den Enden kurzer mit zwei Blättern versehenen Seitenzweigchen eingesenkt; ächte Wurzeln finden sich hier nicht, ihre Stelle wird eingenommen von unterirdischen, kriechenden Stammaxen. Zwei lebende Gattungen: Psilotum und Tmesipteris.

C. Ligulaten. Zweierlei Sporen; die Makrosporen erzeugen in ihrem Innern ein ziemlich kräftiges weibliches Prothallium, welches nur durch Risse der Sporenhaut soweit entblößt wird, dass die Archegonien zu Tage treten; die Mikrosporen

---

1) Die Zugehörigkeit derselben zu den Annularien und Asterophylliten ist indes noch nicht mit hinreichender Sicherheit erwiesen.

bilden ebenfalls ein sie ganz ausfüllendes, rudimentäres Prothallium, in welchem aus bestimmten Zellen die Mutterzellen der Spermatozoiden entstehen. — Die zweite Generation von sehr verschiedenem Habitus in den beiden Familien; die Blätter immer mit einer über dem Grunde stehenden Ligula, abwärts von dieser entsteht das Sporangium, welches entweder zahlreiche Mikrosporen oder vier oder zahlreiche Makrosporen zur Reife bringt.

Familien: 1) Selaginellen
2) Isoëten.

(Die bei den als Ligulaten zusammengefassten Abtheilungen haben außer dem Besitz einer Ligula sonst wenig Gemeinsames und würden vielleicht zweckmäßiger als besondere Ordnungen aufgeführt.)

I. Die Filicineen.

Gemeinsam ist allen hier unter dem Namen der Filicineen zusammengefassten Pflanzen, im Gegensatz zu den Equiseten und Lycopodinen, die Ausgiebigkeit und Vollkommenheit der Blattbildung; im Verhältniss zum Stamm haben die Blätter immer eine beträchtliche Größe, ihre äußere wie ihre anatomische Gliederung ist im Vergleich mit der der Equiseten und Lycopodinen sehr vollkommen; während bei jenen die ganze äußere Gestalt durch die Gliederung und Verzweigung des Stammes bestimmt wird, die wichtigsten physiologischen Verrichtungen ihm übertragen sind, ist der Stamm der Filicineen wesentlich nur der Träger der Blätter und Wurzeln; sein Längenwachsthum ist träg, häufig kommt es nicht einmal zur Bildung von Internodien, die Blätter dagegen sind durch ein kräftiges, lange dauerndes, zuweilen unbegrenztes Scheitelwachsthum ausgezeichnet; ebenso ist die Neigung des Filicineenstammes, sich zu verzweigen, sehr gering, bei ganzen Abtheilungen bleibt er immer einfach und nicht selten wird auch die Bildung neuer Knospen durch die Blätter vermittelt, deren Neigung zur Verzweigung sich in den mannigfaltigsten Formen der Fiederung, dichotomischen Spaltung und Lappenbildung ausspricht. Bei den Equiseten und Lycopodinen wird der Stamm gewöhnlich in Mitleidenschaft gezogen, wenn es sich um die Bildung von Fruchtständen handelt; diese erscheinen bei den Equiseten immer, bei den Lycopodiaceen gewöhnlich als gipfelständige Sporangienähren, welche das Längenwachsthum der betreffenden Zweige abschließen; bei den Filicineen kommt so etwas niemals vor, die Arbeit der Fortpflanzung fällt den Blättern ganz allein zu, der Stamm wird nicht einmal secundär in Mitleidenschaft gezogen. Der Größe der Blätter entsprechend werden gewöhnlich sehr zahlreiche Sporangien an einem derselben erzeugt, während die kleinen Sporophylle der Equiseten nur wenige, die der Lycopodien nur je eines bilden. Sehr mannigfaltig ist die Art und Weise, wie die Sporangien an den Blättern der Filicineen angelegt werden: Bei den Ophioglosseen erscheinen sie in das Blattgewebe des Sporophylls versenkt, bei den Polypodiaceen z. B. bilden sie langgestielte Kapseln. Unter den heterosporen Formen schließen sich die Salviniaceen bezüglich

ihrer Fruchtbildung direkt an die Polypodiaceen, Cyatheaceen etc. an, während bei den Marsiliaceen complicirtere Vorgänge auftreten, die Sporangien befinden sich hier im Innern eigenthümlich gebauter Kapseln, die als Sporenfrüchte oder Sporokarpien bezeichnet werden.

A) Leptosporangiate Filicineen (Farne).[1])

1. Homospore Farne.

1) Die erste, geschlechtiche Generation, das Prothallium, ist ein chlorophyllreicher, sich selbstständig ernährender Thallus, dessen Entwicklung auffallende Ähnlichkeiten mit dem der einfacheren Lebermoose, z. Th. selbst mit den Vorkeimbildungen mancher Laubmoose erkennen lässt. Das Prothallium bildet einfache, schlauchförmige, nicht gegliederte Wurzelhaare, endlich Antheridien und Archegonien. Seine Entwicklung und Lebensdauer kann einen beträchtlichen Zeitraum umfassen, zumal dann, wenn die Archegonien nicht befruchtet werden.

Die Keimung der Sporen tritt bei günstigen Bedingungen (namentlich Feuchtigkeit und Wärme) meist schon wenige Tage nach der Aussaat ein. Die meisten Farnsporen bewahren aber ihre Keimfähigkeit sehr lange, nur die schon bei der Sporenreife mit Chlorophyll versehenen Sporen der Osmundaceen und Hymenophylleen verlieren ihre Keimfähigkeit sehr bald. Die andern Farnsporen bedürfen einer kürzeren oder längeren Ruheperiode, ehe sie keimen. — Der Sporeninhalt schwillt durch Wasseraufnahme an und sprengt das cuticularisirte, meist mit Leisten, Buckeln, Stacheln oder Granulationen versehene Exosporium längs seiner Kanten, wo solche vorhanden sind, bei bilateralen Sporen (s. u.) öffnet sich das Exospor mit einem Längsriss. An günstigen Objekten, wie den keimenden Sporen der

1) H. v. Mohl: Über den Bau des Stammes der Baumfarne (Vermischte Schriften p. 108). — Hofmeister: Über Entwicklung und Bau der Vegetationsorgane der Farne (Abh. d. königl. Sächs. Ges. d. Wiss. 1857. V.). — Derselbe: Über die Verzweigung der Farne (Jahrb. f. wiss. Bot. III, 278). — Mettenius: Filices horti botan. Lipsiensis (Leipzig 1856). — Derselbe: Über die Hymenophyllaceen (Abhl. der königl. Sächs. Ges. d. Wiss. 1864. VII.). — Wigand: Bot. Unters. (Braunschweig 1854). — Dippel: Über den Bau der Fibrovasalstränge (In dem Berichte deutscher Naturf. u. Ärzte in Gießen 1865, p. 142). — Rees: Entwicklung des Polypodiaceensporangiums (Jahrb. f. wiss. Bot. V. 5. 1869). — Strasburger: Befruchtung der Farnkräuter (Jahrb. f. wiss. Bot. VII. p. 390, 1869). — Kny: Über Entwicklung des Prothalliums und der Geschlechtsorgane in den Sitzungsber. d. Ges. naturf. Freunde in Berlin, 1868 am 21. Januar und 17. Novbr. — Derselbe: Über Bau und Entwicklung des Farnantheridiums (Monatsber. d. königl. Akad. d. Wiss. Berlin 1869, Mai). — Derselbe: Beiträge zur Entwicklungsgesch. d. Farnkräuter (Jahrbuch f. wiss. Botanik VII, p. 1). — Russow: Vergleichende Unters. Petersburg 1872. — Janczewski: Über die Archegonien. (Bot. Zeitg. 1872, p. 418). — Kny: Die Entwicklung der Parkeriaceen, Nova Acta Ac. Leop. Carol. Bd. 37. — Prantl, Unters. z. Morph. der Gefäßkryptogamen) Heft 1 u. 2 Hymenophylleen und Schizaeaceen). Weitere Literatur s. u. Eine umfassende Bearbeitung der Gefäßkryptogamen überhaupt hat neuerdings Sadebeck gegeben in Schenk, Handbuch der Botanik I. Bd.

Gleicheniaceen, ist dabei wahrzunehmen, dass bei der Vorbereitung zur Keimung der Sporeninhalt sich mit einer neuen Cellulosemembran umgeben hat[1]), ein Vorgang der wohl ganz allgemein stattfindet. Aus der Öffnung der Sporenhaut tritt dann die neugebildete Membran als Papille hervor, im Protoplasmainhalt treten Chlorophyll etc. auf, und sehr früh bildet eine zweite kleine Ausstülpung die Anlage des ersten Rhizoïds, das wie die erste Prothalliumzelle durch eine Membran vom Sporeninhalt abgegrenzt wird. — Als Beispiel für die Weiterentwicklung des Vorkeims mögen die Polypodiaceen dienen. Die erwähnte, papillenförmig aus der Sporenhaut hervortretende Ausstülpung wächst zunächst zu einer Zellreihe heran, deren Endzelle (seltener auch die Gliederzellen) sich durch Querwände fächert. Indem am Ende dieser Zellreihe Breitenwachsthum auftritt, in dessen Gefolge die Endzellen sich auch durch Längswände theilen, wird der Zellfaden zu einer spatelförmigen Zellfläche. Das Ende derselben wird eingenommen entweder von einer »zweischneidigen« Scheitelzelle, wie bei Metzgeria, oder einer Gruppe von Randzellen. Auch im ersteren Falle aber bleibt die Scheitelzelle nicht lange erhalten, indem bald in ihr eine (perikline) Querwand auftritt, der sich in der scheitelwärts gelegenen Zelle eine Anzahl von Längswänden aufsetzen, so dass dann der Scheitel auch hier eingenommen ist, von einer Anzahl kleiner Randzellen. Bald verändert das Prothallium seine Form dahin, dass es nieren- oder herzförmig wird. Der Vegetationspunkt liegt in der Einbuchtung und wird eingenommen von einer Anzahl meristematischer Zellen; die Zellen des Meristems zeichnen sich von den andern durch ihre geringere Größe und ihren reichen Plasmagehalt auffallend aus. Hinter dem Vegetationspunkt wird nun das Prothalliumgewebe mehrschichtig, es bildet sich hinter der Einbuchtung ein Gewebepolster, auf dem die Archegonien im Allgemeinen in akropetaler Folge entstehen. Außerdem entspringen hier (aber auch auf dem andern Theile der Unterseite) zahlreiche Rhizoïden (einzellige Wurzeln), die das Prothallium an das Substrat befestigen. Die Antheridien sind bezüglich ihres Auftretens nicht wie die Archegonien an das Gewebepolster gebunden, sie können aus beliebigen Randzellen oder Fächerzellen des Prothalliums hervorgehen. Nicht selten findet man, namentlich bei dichter Aussaat, Prothallien, welche dicht mit Antheridien besetzt sind, aber keine Archegonien tragen. Diesen Prothallien fehlt auch das Meristem, welches die archegonientragenden Prothallien besitzen, sie sind »ameristisch« und, wie PRANTL[2]) nachgewiesen hat, Hemmungsbildungen, die in Folge schlechter Ernährung, namentlich man-

---

[1]) RAUWENHOFF, Über die ersten Keimungserscheinungen der Kryptogamensporen. Bot. Ztg. 1879. p. 441.

[2]) Beobachtungen über die Ernährung der Farnprothallien und die Vertheilung der Sexualorgane; Bot. Ztg. 1881. — Dasselbe Resultat erhält man übrigens beim Fehlen anderer nöthiger Nährstoffe oder bei Verhinderung der Kohlenstoffassimilation. Im Finstern erzogene Prothallien von Osmunda regalis bildeten nach GÖPPERT nur Antheridien (Sitz.-Ber. des intern. bot. Congr. zu Petersburg 1869).

gelhafter Stickstoffzufuhr, es nicht zur normalen Ausbildung gebracht haben, dagegen, wie erwähnt, Antheridien oft in reichem Maße produciren. Es lassen sich aus diesen ameristischen Prothallien, wenn man sie in günstige Ernährungsbedingungen versetzt, normale archegonientragende erziehen.

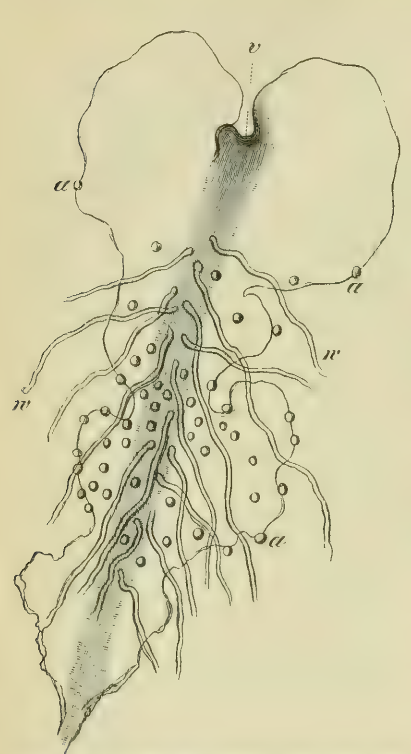


Fig. 148. Osmunde regalis, altes großes Prothallium. *a* Antheridien, *w* Wurzelschläuche (Rhizoiden); die Mittelrippe ist dunkel gehalten, *v* Vegetationspunkt, in dessen linker Bucht ein Seitenlappen entspringt (vergl. Bot. Ztg. 1877, p. 705 ff.).

Von diesem typischen Entwicklungsgang kommen nun eine Anzahl von Abweichungen vor, von denen die wichtigeren erwähnt werden sollen. Die Bildung eines Zellfadens kann auch bei den Polypodiaceen (z. B. bei Polypodium vulgare) ganz unterbleiben und aus der keimenden Spore direkt eine Zellfläche hervorgehen. Normal ist dies der Fall bei O s m u n d a: Es treten hier bei der Keimung sofort Flächentheilungen auf. Es wird hier eine hintere Zelle (wie bei den Equiseten) zum ersten Rhizoid. Zuweilen bildet sich zunächst auch (wie bei den Polypodiaceen) ein kurzer Zellfaden, häufig aber auch sofort ein mehrseitiger Zellkörper. Die Wurzelhaare desselben entstehen aus Randzellen und auf der Unterseite von Flächenzellen des Prothalliums, dessen Scheitelwachsthum dem der Polypodiaceen ähnlich verläuft. Charakteristisch für Osmunda ist die mehrschichtige Mittelrippe (Fig. 148), welche das Prothallium vom hinteren Ende bis zum Scheitel durchzieht und auf ihrer Unterseite zahlreiche, meist in zwei Längsreihen gestellte Archegonien producirt. Die Antheridien dagegen entspringen nicht aus der Mittelrippe, sondern aus dem Rande oder aus der Unterseite des Prothalliums. — Wird ein Archegonium befruchtet, so sistirt das herzförmige Prothallium damit sein Wachsthum und geht im Verlauf der Entwicklung der Keimpflanze zu Grunde. Wird aber keines der Archegonien befruchtet, so wächst das Prothallium fort, es wird zu einem bandförmigen Körper, der ganz das Aussehen einer Pellia (eines thallosen Lebermooses) hat, mehrere Jahre alt werden und eine Länge von über 4 cm erreichen kann. Indem Randzellen in der terminalen Bucht ein stärkeres Wachsthum zeigen, werden hier (abwechselnd rechts und links) Prothalliumlappen angelegt (Fig. 148, links), die man wohl am besten mit den Blättern

des Lebermooses Blasia vergleichen kann, sie geben dem Prothallium ein wellig-gebuchtetes Aussehen. — Außerdem finden sich unter diesen Prothallien (wenngleich selten) dichotom verzweigte, die Mittelrippe ist dabei gegabelt und jede der secundären Mittelrippen geht in einen der beiden Prothothalliumzweige. Höchst wahrscheinlich kommt auch diese Verzweigung ganz ähnlich wie bei den thallosen Lebermoosen, z. B. bei Pellia, zu Stande, eine mit der von Metzgeria, wie es scheint, übereinstimmende Verzweigung ist für Hemitelia gigantea[1]) bekannt geworden.

Als Beispiel einer weiter abweichenden Form mag hier auch die Polypodiacee Gymnogramme leptophylla aufgeführt werden[2]). Aus der Sporenkeimung geht hier zunächst eine spatelförmige Prothalliumanlage hervor. Nun wird aber nicht der Scheitel derselben zum Prothalliumscheitel eines herzförmig werdenden Prothalliums, sondern es bilden sich laterale Auszweigungen, entweder beiderseits oder nur auf einer Seite. Indem diese Prothalliumlappen wieder neue Seitenzweige bilden, entsteht ein mehrfach gelapptes Prothallium. — Die Archegonien desselben stehen nicht wie bei den andern Polypodiaceen auf einem Gewebepolster, sondern an Stelle derselben bildet sich zunächst ein zapfenartiger Auswuchs, der in den Boden eindringt und hier bald die Gestalt eines kleinen Knöllchens gewinnt. Dasselbe füllt seine innern Zellen mit Reservestoffen, Öl, Fett etc., während sich die grüne Farbe verliert. Auf diesem als Fruchtspross bezeichneten Gebilde stehen die Archegonien, und zwar auf der oberen flächenartigen dem Prothallium zugewendeten Seite desselben. Werden die Archegonien nicht befruchtet, so gehen aus dem Fruchtspross zwei neue Prothalliumlappen hervor. — Mit der Bildung eines Fruchtsprosses pflegen die Prothallien abzusterben, allein sie perenniren durch Adventivsprosse, die entweder aus ihrem Rand hervorgehen, oder auf ihrer Fläche stehen. Die flächenständigen Adventivsprosse nehmen dabei häufig die Form kleiner Knöllchen an, die dem Fruchtsprosse gleichen, sich aber von ihm durch ihren Entstehungsort (an beliebigen Stellen der Thallusfläche) und dadurch unterscheiden, dass sie nie Archegonien, wohl aber Antheridien tragen, was aus dem oben über die bedingenden Ursachen dieses Verhältnisses Gesagten leicht erklärlich ist. Diese Knöllchen können eine Ruheperiode durchmachen, namentlich Austrocknung etc. ertragen, und dann später ein neues Prothallium erzeugen; während so das Prothallium (die geschlechtliche Generation) von Gymnogramme leptophylla perennirt, stirbt die ungeschlechtliche nach der Sporenbildung ab, ist also einjährig. — Randbürtige Adventivsprosse kommen auch bei andern Polypodiaceenprothallien z. B. Aspidium filix mas, Notochlaena u. a. vor, ferner bei Osmunda, Ceratopteris u. a. — Eigenthümliche, brutknospenartige Bildungen (aus Zellreihen bestehende Gemmen), hat Cramer[3]) neuerdings von Farnprothallien beschrieben, die wahrscheinlich den Hymenophylleen angehören, vielleicht aber auch nur krankhaft veränderte Prothallien anderer Farne sind.

Was die Entwicklung der Prothallien anderer Familien betrifft, so wurden die Polypodiaceen oben schon erwähnt. Von ihnen unterscheiden sich die Cyatheaceen[4]) nur in untergeordneten Punkten, und auch die

---

1) Bauke, Beilage zur Bot. Ztg. 1879, Taf. 5 u. 6.

2) Goebel, Entwicklungsgeschichte des Prothalliums von Gymnogramma leptophylla Desv. Bot. Zeit. 1877.

3) Über die geschlechtslose Vermehrung des Farnprothalliums. Sep.-Abdr. aus der Denkschr. der Schweiz.-naturforsch. Gesellsch. Bd. XXVIII. 1880.

4) Bauke, Pringsheim's Jahrb. Bd. X.

Gleicheniaceen[1]) stimmen der Hauptsache nach mit den typischen Farnprothallien überein: wie die Osmundaceen entwickeln sie statt der Zellfläche zuweilen gleich einen Zellkörper. — Nur unvollkommen bekannt ist die Keimung der Hymenophylleen[2]). Das Prothallium von Hymenophyllum tunbridgense unterscheidet sich nach Janczewski und Rostafinski von den oben beschriebenen Formen vor Allem dadurch, dass es einschichtig ist, also kein Gewebepolster auf seiner Unterseite besitzt, die Zellwände sind dick und getüpfelt. Nur am Rande finden sich Rhizöiden. Die Antheridien sitzen auf der Unterseite des Prothalliums. Die Archegonien stehen in Gruppen am Rande des Prothalliums, und ihre Längsaxe steht rechtwinklig auf der Prothalliumfläche, die einen Archegonien einer Gruppe sind nach oben, die anderen nach unten gewendet. Der Embryo entwickelt eine Wurzel, während später die Pflanze wurzellos ist. Die Abweichungen betreffen hier also vor Allem die Stellung der Archegonien. — Die ersten Keimungsstadien zeigen die Sporen schon im Sporangium, oder in dem becherförmigen Indusium. Die Spore theilt sich bei Hymenophyllum noch vor Sprengung des Exospors in drei Zellen, von denen eines zum Prothalliumfaden wird, die anderen bald haarähnlich abschließen. Es entsteht bei manchen Hymenophylleen zunächst ein vielfach verzweigtes, confervenähnliches Protonema, an welchem flächenförmige Prothallien von 2—6 Linien Länge und $^1/_2$—$1\,^1/_2$ Linien Breite als seitliche Sprossungen auftreten. Jede Zelle des Fadens kann einem Zweige den Ursprung geben, der hinter der vorderen Querwand hervortretend alsbald durch eine Querwand abgegrenzt wird. Manche dieser Zweige wachsen gleich dem Muttersprоss unbegrenzt fort, andere werden durch eine haarähnliche Bildung abgeschlossen, eine größere Zahl bildet sich zu den genannten Flächengebilden um, der größte Theil aber entwickelt sich zu Wurzelhaaren, hin und wieder kann die Anlage eines Fadenzweigs zu einem Antheridium oder selbst zu einem Archegonium werden. Am Scheitel der Flächengebilde entstehen bei Trichomanes insitum auf flächenförmig ausgewachsenen Randzellen kugelige Zellen, die wahrscheilich als Propagationsorgane zu deuten sind. Nur die Randzellen der Flächenprothallien können zu Wurzelhaaren und neuen Protonemafäden, aber auch zu neuen Flächensprossen auswachsen. Die Wurzelhaare sind meist kurz, braunwandig, am Ende lappige Haftscheiben oder Zweigschläuche bildend (Mettenius).

Auch die Prothallienbildung der Schizaeaceen[3]) stimmt der Hauptsache

---

1) Rauwenhoff, Botan. Ztg. 1879. pag. 441.

2) Mettenius: Über die Hymenophyllen. Abh. der K. Sächs. Ges. d. Wiss. VII. Bd. — Janczewski und Rostafinski, Note sur le prothalle de l'Hymenophyllum tunbridgense Mém. de la soc. nat. de Cherbourg. 1875. — Prantl, Unters. über die Gefäßkryptogamen. Heft I.

3) Bauke, Beiträge zur Keimungsgeschichte der Schizaeaceen, Pringsheim's Jahrb. Bd. XI. (das. weitere Literatur). — Prantl, Flora. 1878, pag. 12 des Sep.-Abdr.

nach mit der der Polypodiaceen überein. Aneimia Phyllitidis mag als Beispiel dienen. Wie Fig. 149 zeigt, liegt der Vegetationspunkt (*sk*) hier nicht apical am Phrothallium, sondern seitlich, außerdem fehlt hier die Herzform, es ist nur Ein Prothalliumlappen, welcher das Ende des Prothalliums einnimmt, vorhanden, der andere nur durch einen schwachen Vorsprung angedeutet. Auch bei Polypodiaceen kommt übrigens gelegentlich seitliche Lage des Prothallium-Vegetationspunktes vor.

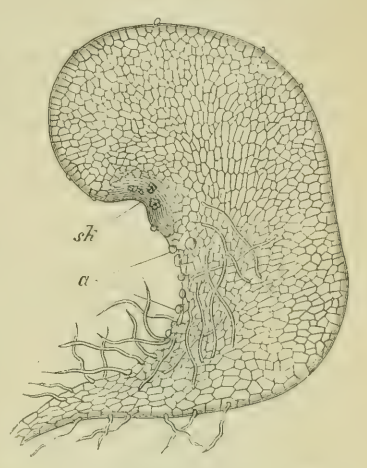


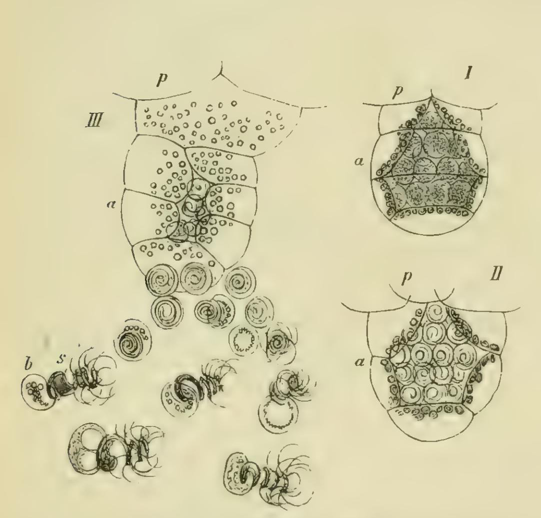
Fig. 149. Prothallium von Aneimia Phyllitidis nach Bauke, von unten, vergr. 25. *sk* die Scheitelkante des Gewebepolsters, auf dem einige Archegonien sichtbar sind, *a* Antheridien, am Rand und auf der Fläche (im untern Theil) Rhizoiden.

Die Antheridien der Farnprothallien entstehen ähnlich den Wurzelhaaren als Auswüchse der Randzellen oder Flächenzellen des Prothalliums, bei den Hymenophyllaceen sogar auch an den protonematischen Fäden. Die Ausstülpung wird von der Mutterzelle meist durch eine Querwand abgetrennt und schwillt sofort oder nach Bildung einer Stielzelle kugelig an; in manchen Fällen können die Spermatozoiden in dieser Kugelzelle sofort entstehen, gewöhnlich aber erfährt dieselbe erst noch weitere Theilungen[1]), durch welche das Antheridium eine nur aus einer Zellschicht bestehende Wandung erhält, deren Zellen an der Innenwand Chlorophyllkörner bilden, während die Centralzelle des Antheridiums durch weitere Theilungen die Mutterzellen der Spermatozoiden liefert, die nicht sehr zahlreich sind. Die Entleerung des reifen Antheridiums erfolgt durch rasche Wasseraufnahme in die Wandungszellen, die stark aufschwellend den Inhalt drücken, bis

---

1) Diese Theilungen finden in sehr merkwürdiger Art statt; in der halbkugelig vorgewölbten Mutterzelle des Antheridiums entsteht bei Aneimia hirta eine gewölbte Wand, durch welche sie in eine innere halbkugelige und eine äußere, diese glockenartig überdeckende Zelle getheilt wird; letztere zerfällt dann durch eine ringförmige Wand in eine obere deckelartige und eine untere hohlcylindrische Zelle; die ganze Wand besteht also aus zwei Zellen. Ähnlich ist es bei Ceratopteris; in anderen Fällen, wie bei Asplenium alatum, bildet sich in der halbkugeligen Mutterzelle des Antheridiums eine trichterförmige Wand, deren weiterer Umfang sich an die der Mutterzelle oben anlegt; der obere Theil der letzteren wird durch eine ebene Querwand als Deckelzelle abgeschnitten; es können sich auch nach einander zwei, selbst drei trichterförmige Wände bilden, so dass die Wandschicht des Antheridiums aus zwei oder drei sie quer umlaufenden über einander liegenden Zellen und der Deckelzelle entsteht, wie Fig. 150. Ganz anders ist die Bildung der Antheridienwandung bei Osmunda, sie besteht unten aus 2—3 Zellen, denen sich mehrere aus der Theilung der Deckelzelle hervorgegangene obere Zellen aufsetzen (Kny l. c.)

die Antheridienwandung am Scheitel zerreißt; dort treten die Spermatozoidzellen hervor, aus deren jeder sich ein drei- bis viermal korkzieherartig gewundenes Spermatozoid frei macht; das feinere Vorderende ist mit zahlreichen Cilien besetzt, das dickere Hinterende schleppt oft ein mit farblosen Körnchen versehenes Bläschen nach, das indessen später abfällt und ruhig liegen bleibt, während der Faden allein davon eilt. — Die Spermatozoiden entstehen auch hier, nach den neueren Untersuchungen von Schmitz u. a. der Hauptsache nach aus dem Zellkern der Mutterzellen, während die Cilien vielleicht aus dem Zellplasma hervorgehen. Der Zellkern verdichtet sich in seiner Peripherie und lockert sich in der Mitte auf, aus Spaltung des peripherischen Bandes geht der Körper des Spermatozoids



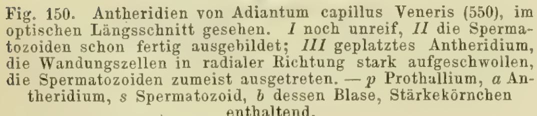


Fig. 150. Antheridien von Adiantum capillus Veneris (550), im optischen Längsschnitt gesehen. *I* noch unreif, *II* die Spermatozoiden schon fertig ausgebildet; *III* geplatztes Antheridium, die Wandungszellen in radialer Richtung stark aufgeschwollen, die Spermatozoiden zumeist ausgetreten. — *p* Prothallium, *a* Antheridium, *s* Spermatozoid, *b* dessen Blase, Stärkekörnchen enthaltend.

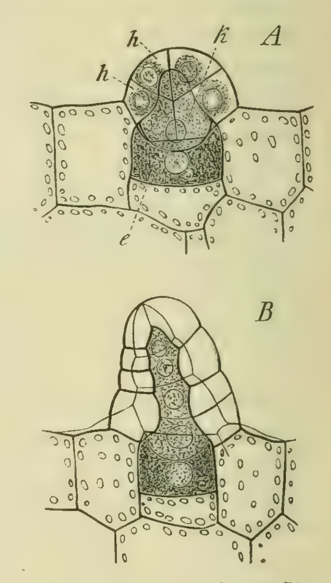


Fig. 151. Junge Archegonien von Pteris serrulata, nach Strasburger. — *e* die Eizelle, *h h* Hals, *k* die Hals-Kanalzelle.

hervor, während der centrale Theil das Bläschen bildet. Das Bläschen ist also nicht eigentlich ein Theil des Spermatozoids, es klebt ihm nur an und schwillt durch Endosmose im Wasser stark auf, wie die Fig. 150 zeigt.

Das Archegonium entsteht aus einer oberflächlichen Zelle des Prothalliums, die sich zunächst nur schwach hervorwölbt und durch zwei der Oberfläche parallele Wandungen in drei Zellen getheilt wird; die unterste derselben, welche Janczewski als Basalzelle bezeichnet (Fig. 151 unterhalb *e*), theilt sich später ähnlich wie die umliegenden Gewebezellen und trägt so zur Bildung der ganz in den Thallus eingesenkten Bauchwand des Archegoniums bei. Die äußere der drei primären Zellen erzeugt die Halswand oder Peripherie des Archegoniumhalses (Fig. 151 *A*, *hh*), indem sie sich

zuerst kreuzweise in vier Zellen theilt, aus denen durch schiefe Querwände die vier Zellreihen der Halswand entstehen; da der Hals auf der Vorderseite (d. h. der dem Scheitel des Prothalliums zugekehrten Seite) stärker wächst und convex wird, so ist auch die Zellenzahl in den vorderen Halsreihen größer, meist sechs, während sie auf der kürzeren concaven Hinterseite des Halses meist vier beträgt. — Aus der mittleren der drei primären Zellen entsteht die Centralzelle und die Halskanalzelle, also die ganze axile Zellreihe des Archegoniums; während der Entwicklung der Halsperipherie nämlich spitzt sich diese mittlere Zelle nach oben zu und drängt sich zwischen die Halszellen hinein (Fig. 151 *A*); durch eine Querwand wird dieser zugespitzte Theil abgeschnitten und bildet nun die einzige Halskanalzelle, die sich mit dem Halse verlängert, ihn ganz ausfüllt und nach Strasburger durch das Auftreten einiger Zellkerne die Neigung zu weiteren Quertheilungen andeutet, aber nicht ausführt (Fig. 151 *B*), was jedoch Janczewski bestreitet[1]. Die breite Centralzelle nun zerfällt in eine obere kleinere Bauchkanalzelle (Fig. 152 *B s*) und in die viel größere Eizelle (*e*), die sich später abrundet. Die Wände der Kanalzelle quellen auf, verschleimen, und endlich wird die wasserreiche Gallerte sammt dem Protoplasma der Kanalzellen durch den geöffneten Hals hinausgestoßen. Die Spermatozoiden sammeln sich, durch den Schleim aufgehalten, in großer Zahl vor dem Archegonium, viele dringen in den Halskanal, diesen oft verstopfend, ein; einzelne gelangen bis zur Eizelle, dringen in diese ein und verschwinden in ihr. Der Eintritt erfolgt an einem helleren, dem Hals zugekehrten Fleck der Eizelle, der als Empfängnissfleck bezeichnet wird (vgl. die Oogonien der Algen)[2].

2) Die zweite Generation, das Farnkraut, entwickelt sich aus der befruchteten Eizelle des Archegoniums; anfangs hält das umgebende Gewebe des Prothalliums mit der Vergrößerung des Embryos gleichen Schritt, dieser bleibt längere Zeit in einer auf der Unterfläche vorspringenden Protuberanz eingeschlossen, bis das erste Blatt und die erste Wurzel hervorbrechen. Der Vorgang, durch welchen die Eizelle sich zum Embryo entwickelt, ist bei allen genauer bekannten Gefäßkryptogamen im Wesentlichen derselbe. Vor Allem ist zu beachten, dass an dem anfangs ungegliederten, kugeligen oder ovöiden Embryo unabhängig von einander angelegt werden: die Stammknospe, die erste Wurzel und ein oder zwei Blätter, die auch hier wie bei den Samenpflanzen («Phanerogamen») als Cotyledonen bezeichnet werden. Außerdem wird ein ziemlich großer Theil des Embryos zur Bildung des Saugorganes («Fuß» des Embryos ge-

1) Wohl mit Unrecht. Vgl. Marattia.

2) Nach Strasburger ist der Befruchtungsakt besonders deutlich bei Ceratopteris zu beobachten. Das Eindringen der Spermatozoiden bis zur Eizelle wurde schon früher von Hofmeister gesehen.

nannt) verwendet, welches demselben aus dem Prothallium Nährstoffe zuführt. Die später auftretenden Organe, Blätter, Wurzeln, u. s. w. werden wie gewöhnlich an der Stammspitze angelegt, während, wie erwähnt, die Entstehung der erst ausgebildeten Glieder der Pflanze am Embryo eine andere ist. Was die Orientirung der einzelnen Organe betrifft, so ist nach dem obigen der Archegonienhals nach abwärts gegen den Boden hin gekehrt. Die Anlage des Stammscheitels und des Fußes liegen auf der der Prothalliumunterseite zugekehrten Seite des Embryos also nach oben, der Cotyledon und die Wurzelanlage auf der dem Archegonienhals zugewendeten Seite, also nach unten. Die mehrfach ausgesprochene Ansicht, dass äußere

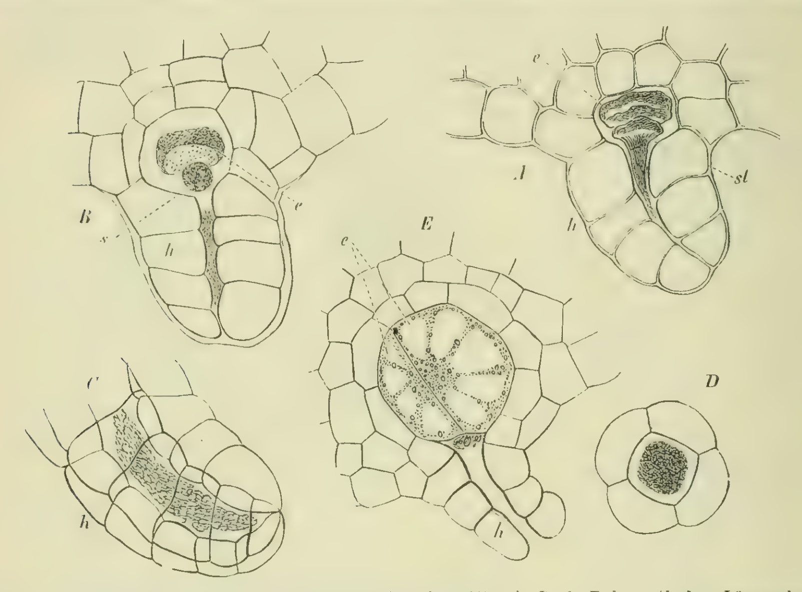


Fig. 152. Archegonium von Adiantum Capillus Veneris (800); *A*, *B*, *C*, *E* im optischen Längsschnitt, *D* im optischen Querschnitt; *A*, *B*, *C* vor, *E* nach der Befruchtung. — *h* Hals des Archegoniums, *sl* verschleimte Kanalzellen; s in *B* die Bauchkanalzelle; *e* die Eizelle; *e* bei *E* der zweizellige Embryo. (Nach eintägigem Liegen in Glycerin.)

Kräfte auf die Lage der Organe im Embryo von Einfluss seien, namentlich die Schwerkraft, hat sich nicht als richtig erwiesen, sondern die Anlage der Organe im Embryo ist nur durch seine Lage im Prothallium und Archegonium bestimmt, von der Schwerkraft aber durchaus unabhängig[1]).

Die Vorgänge, durch welche die befruchtete Eizelle in einen Zellcomplex verwandelt wird, sind durch neuere Untersuchungen, welche die älteren Hofmeister's berichtigt haben, klargelegt worden. Als oberer

1) cfr. Leitgeb: Studien über Entwicklung der Farne (Sitzungsber. der K. K. Akad. d. Wiss. Bd. LXXX.) Die im Text angeführte Thatsache wurde von Leitgeb sehr einfach dadurch erwiesen, dass er zeigte, dass die Organanlage im Embryo dieselbe ist wie gewöhnlich, auch in den Archegonien welche auf der Oberseite von von unten beleuchteten Prothallien stehen.

Theil des Embryos wird im Folgenden der der Prothalliumunterseite (in Fig. 153 durch | bezeichnet), als unterer der dem Archegonienhals (+ Fig. 153) zugewendete bezeichnet werden, die vordere Hälfte ist die dem Vegetationspunkte des Prothalliums zugewendete. Die Anordnung der Zellwände[1]) bietet nichts Besonderes, sie stimmt überein mit den von anderen Organen, die einen ähnlichen Umriss haben, wie dies die in Fig. 153 *B* zum Vergleich mit abgebildete junge Brutknospe von Marchantia zeigt. Die erste Wand (vgl. Fig. 153) nimmt annähernd die Axe des Archegoniums in sich auf, sie wird als Basalwand (*bb* Fig. 153) bezeichnet und trennt eine vordere, stammbildende Hälfte des Embryos von einer hinteren, wurzelbildenden: die vordere, stammbildende Hälfte wird von Leitgeb epibasale, die hintere als hypobasale bezeichnet. Nun treten zwei weitere, auf der Basalwand und unter sich rechtwinklige Wände auf, die den Embryo in acht Octanten zerlegen. Die Reihenfolge dieser Wände ist eine unbestimmte, die eine heißt Transversalwand (*tt* Fig. 153) und läuft der Prothalliumfläche parallel, die andere, die Medianwand (*mm* Fig. 153,

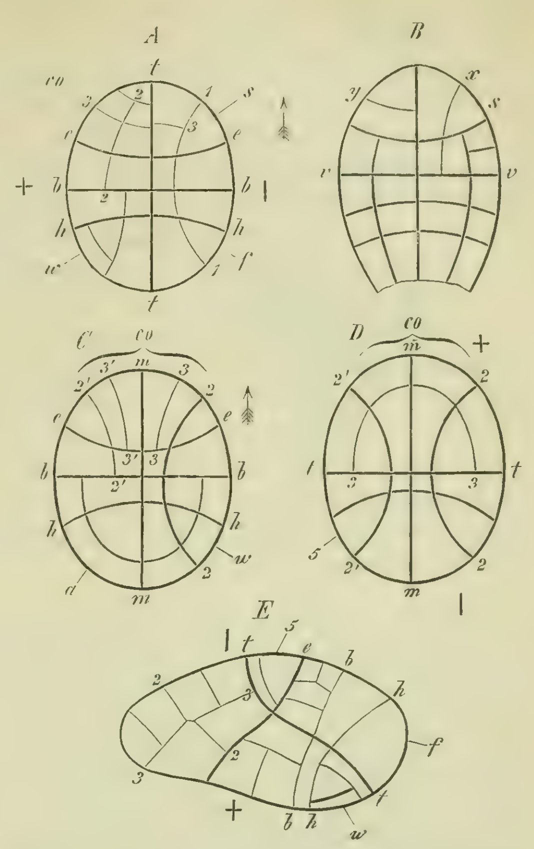


Fig. 153. *A*, *C*, *D* Schemata für die Zelltheilung im Filicineenembryo, nach einem Modelle. *B* junge Brutknospe von Marchantia polymorpha. *b* Basal-, *t* Transversal-, *m* Median-Wand, *h* Hypobasal-, *e* Epibasalwand; *s* Stammscheitelanlage, *w* Wurzel, *co* Cotyledon, *f* Fuß. Die Ziffern dienen zur Erkennung der Wände in den verschiedenen Figuren; in *D* steht statt *s* durch ein Versehen des Xylographen 5. Der Pfeil bedeutet die Richtung des Prothalliumscheitels, | die Prothalliumunterseite, + den Archegonienhals. *A* ist eine Seitenansicht des Embryos bei aufrecht gestelltem Prothallium, *C* ist gegen *A* um 90° gedreht. (Drehungsaxe die Schnittlinie von Transversal- und Medianwand). *D* Vorderansicht, also gegen *A* und *C* um 90° gedreht. (Drehungsaxe die Schnittlinie von Transversal- und Basalwand). *E* dieselbe Ansicht wie *A* nur liegend statt aufrecht gezeichnet, einen Embryo von Ceratopteris nach Leitgeb darstellend.

1) Eine klare Anschauung über den Aufbau des Embryos erhält man, wenn man auf ein, in vier oder acht Stücke zerlegbares ovoïdes oder kugeliges Modell aus Holz, wie es jeder Drechsler anfertigen kann, die Wände einzeichnet. Vgl. Goebel, zur Embryologie der Archegoniaten, Arb. des Bot. Inst. Würzburg. Bd. II.

bei A nicht sichtbar, weil in die Ebene des Papiers fallend) steht rechtwinklig auf der Prothalliumfläche. Von den beiden vorderen, oberen Octanten wird der eine zum Vegetationspunkt des Stammes, der andere erfährt gewöhnlich keine weitere Differenzirung, die beiden vorderen unteren Octanten wachsen zum ersten Blatte, dem Cotyledon, aus, die beiden oberen, hinteren Quadranten bilden den Fuß, von den beiden unteren hinteren der eine die Wurzel, während der andere gewöhnlich verkümmert, im Wachsthum zurückbleibt. — Nun treten in der epi- und hypobasalen Hälfte zwei der Basalwand gleich gerichtete Wände auf, die Epibasalwand (*e* Fig. 153) und Hypobasalwand (*h* Fig. 153). Diese Wände erscheinen auf allen Seitenansichten des Embryos als Antiklinen, auf der Vorder- und Hinteransicht dagegen als Periklinen. So ist es auch in Fig. 153 *D*, wo die Basalwand die äußere Umgrenzung der Figur bildet. Die durch die Epi- und Hypobasalwand zu beiden Seiten der Basalwand abgegrenzten Stücke werden von den neueren Embryologen als epi- und hypobasales Glied bezeichnet, von dessen weiteren Theilungen wir hier nur soviel erwähnen wollen, dass durch zwei, mit der Transversalwand gleichgerichtete Antiklinen, die sodann durch perikline Wandstücke mit der Transversalwand verbunden werden, ein innerer, im Querschnitt annähernd als Quadrat erscheinender Zellcomplex von einem äußeren, rindenbildenden abgetrennt wird.

Kehren wir zurück zur Betrachtung der epibasalen Hälfte des Embryos nach Auftreten der Epibasalwand, so besteht derselbe, dem Gesagten zu Folge, aus dem epibasalen Glied und vier vorderen Zellen, welche die Gestalt von dreiseitigen Scheitelzellen haben. Eine dieser Zellen ist nun in der That auch die Stammscheitelzelle, es treten einfach Wände auf, die abwechselnd parallel der Basal-, Transversal- und Medianwand sind. So entsteht eine der Form nach persistirende dreiseitig pyramidale Scheitelzelle. Der aus zwei Octanten hervorgehende Cotyledon dagegen zeigt eine solche nicht, bezüglich der später auftretenden Blätter s. unten.

Der Cotyledon und die erste Wurzel bleiben klein, letztere verkümmert bei den Hymenophyllen frühzeitig und weitere Wurzeln werden bei manchen Arten derselben auch nicht angelegt, ihre Stelle wird vertreten durch unterirdische Rhizomsprosse. Haben Cotyledon und Wurzel eine gewisse Größe erreicht, so wird der Archegonienbauch durchbrochen, die Wurzel dringt in den Boden ein, Cotyledon und Stammknospe krümmen sich nach oben. An letzterer entstehen nun neue Blätter. Die später hervortretenden werden immer größer, die Form der Blätter wird immer complicirter, der Bau des Stammes bei zunehmender Dicke der neuen, durch Längenzuwachs entstehenden Theile immer verwickelter; die ersten Stammtheile enthalten gleich den ersten Blattstielen nur je einen axilen Fibrovasalstrang, die späteren deren mehrere, wenn Stamm und Blattstiele

beträchtlichere Dicke erreichen. So erstarkt das Farnkraut nach und nach, nicht durch nachträgliche Vergrößerung der embryonalen Theile, sondern dadurch, dass jeder folgende Theil eine bedeutendere Größe und Ausbildung als die vorhergehenden erlangt, bis endlich eine Art stationären Zustandes erreicht wird, wo die neu hinzukommenden Organe den vorhergehenden ungefähr gleich sind; die folgenden Betrachtungen beziehen sich

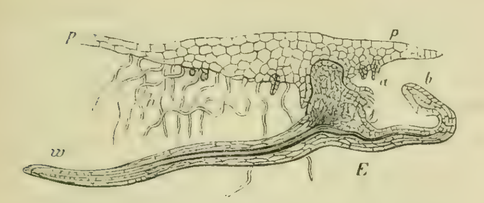


Fig. 154. Adiantum Capillus Veneris, senkrechter Längsschnitt durch das Prothallium *pp* und das junge Farnkraut *E*; *h* Wurzelhaare, *a* Archegonien des Prothalliums, *b* das erste Blatt, *w* die erste Wurzel des Embryos (etwa 10mal vergr.).

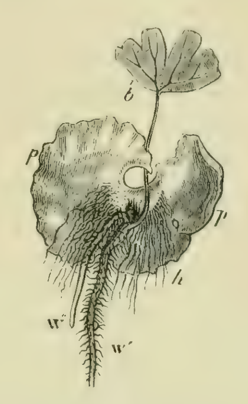


Fig. 155. Adiantum Capillus Veneris. Das von unten gesehene Prothallium *pp* mit dem an ihm festsitzenden jungen Farnkraute, dessen erstes Blatt *b*, dessen erste und zweite Wurzel *w'*, *w''*; *h* Wurzelhaare des Prothalliums (etwa 30mal vergr.).

vorzugsweise auf diesen »erwachsenen« Zustand unserer Pflanzen. Ehe wir zu demselben übergehen, haben wir aber noch der eigenthümlichen Erscheinung zu erwähnen, welche de Bary[1]) eingehend untersucht und als Apogamie, als Zeugungsverlust bezeichnet hat. Es giebt nämlich Farne, deren sexuelle Generation, das Prothallium, die ungeschlechtliche Generation, das Farnkraut, nicht durch Entwicklung eines befruchteten Eis im Archegonium, sondern durch S p r o s s u n g erzeugt. Diese Erscheinung ist bis jetzt bekannt bei Pteris cretica[2]), Aspidium filix mas var. cristatum, Aspidium falcatum und Todea africana[3]). — Bei Pteris cretica entwickelt das Prothallium gewöhnlich überhaupt kein Archegonium mehr. Wenn das Prothallium herzförmig geworden ist, so bildet sich auf seiner Unterseite nicht weit vom Vegetationspunkt ein Höcker, der zu einem Blatt sich ausbildet. Nahe der Blattbasis bildet sich der Stammscheitel, der bald die Anlage des zweiten Blattes entwickelt und mit seiner Erstarkung die für die erwachsene Pflanze typische Ausbildung annimmt. Nahe der Insertion des ersten Blattes entsteht auch die erste Wurzel im Innern des Gewebes. Der Ort der Entstehung dieser

1) Über apogame Farne und die Erscheinung der Apogamie im Allgemeinen. Bot. Zeit. 1878, pag. 449 ff.

2) Hier zuerst beschrieben von Farlow, Bot. Zeit. 1874, No. 12.

3) S. bezügl. letzterer Sadebeck a. a. O. p. 231.

ersten Wurzel ist meist in der Blattbasis selbst, doch kann sie auch in dem Prothallium auftreten, wenn ein Gefäßbündelfortsatz bis dahin reicht. Die ferner auftretenden Wurzeln werden ähnlich wie bei der erstarkenden (sexuell erzeugten) Keimpflanze angelegt. Die Organanlage an den durch Sprossung entstandenen Pflänzchen ist also insofern eine ähnliche wie die am Embryo, als die erstgebildeten Organe (Wurzel, Blatt) unabhängig von der Stammknospe auftreten, während alle späteren Blätter Sprossungen der letzteren sind. Statt des einen ersten Blattes können übrigens auch zwei auftreten, ebenso zwei erste Wurzeln, zwei Stammscheitel neben dem ersten Blatt: Vorkommnisse welche ebenfalls zeigen, dass diese Organe unabhängig von einander auftreten. Eine Reihe anderer Abnormitäten, die mit diesem interessanten Vorgang verknüpft sind, mag hier unerwähnt bleiben. Antheridien finden sich an den sprossenden Prothallien von Pteris cretica oft in Menge. Bei der weit überwiegenden Mehrzahl dieser Prothallien findet man aber nicht die mindeste Andeutung von Archegonien, unter Hunderten von untersuchten Prothallien fand de Bary nur bei sieben je ein Archegonium, das aber in keinem Falle sich als befruchtungsfähig zeigte. Bei Todea africana dagegen ist nach Sadebeck die Archegonienbildung an den sprossenden Prothallien eine fast constante Erscheinung, auch bei Aspidium falcatum fand sie de Bary relativ häufig, allein in keinem Fall zeigten die anscheinend normal gebildeten Archegonien Befruchtungserscheinungen, sie starben immer ab, während die jungen Farnpflanzen am Prothallium durch ungeschlechtliche Sprossung entstanden. Bei Aspidium filix mas var. cristatum endlich treten Archegonien an den apogamen Prothallien überhaupt nicht mehr auf. Die letztere Pflanze bietet zugleich, wie de Bary hervorgehoben hat, Anhaltspunkte für die Auffassung der Entstehung der Apogamie. Asp. filix mas var. cristatum ist nämlich eine jedenfalls vor relativ noch nicht langer Zeit entstandene Gartenvarietät des gewöhnlichen Aspidium filix mas. Die Prothallien des letzteren aber sind mit normal funktionsfähigen Geschlechtsorganen versehen und bilden wie gewöhnlich sexuell erzeugte Embryonen. Die Sexualität ist also der Varietät cristatum und, wie wir darnach anzunehmen haben, auch den übrigen apogamen Farnen erst verloren gegangen und ersetzt worden durch ungeschlechtliche Sprossung. Entweder kommen dabei weibliche Geschlechtsorgane noch reichlich vor, sind aber funktionsunfähig (Todea), oder dieselben sind sehr selten (Pteris cretica), oder endlich sie fehlen ganz[1]) (Asp. filix mas var. cristatum). Einen ähnlichen Stufengang der Apogamie hatten wir früher für die Saprolegnieen zu constatiren, und analoge Erscheinungen werden auch für gewisse Phanerogamen zu schildern sein (vgl. auch Isoëtes).

---

1) Vgl. die oben bei Saprolegnieen und Ascomyceten geschilderten Apogamie-Erscheinungen.

Das erwachsene Farnkraut, zu dessen Betrachtung wir zurückkehren, ist bei manchen Hymenophyllaceen ein kleines, zartes Pflänzchen, welches die Dimensionen großer Muscineen nicht beträchtlich übersteigt. Bei den übrigen Abtheilungen sind die vollwüchsigen Exemplare meist stattliche Staudengewächse, manche Arten der Tropen und südlichen Hemisphaere nehmen einen palmenähnlichen Habitus an (Baumfarne). Der Stamm kriecht entweder auf oder unter der Erde (Polypodium, Pteris aquilina) oder klettert an Felsen und Stämmen empor, bei manchen erhebt er sich schief aufstrebend (Aspidium filix mas), bei den Baumfarnen steigt er säulenartig senkrecht empor. Die Bewurzelung ist meist sehr reichlich, bei manchen Baumfarnen wird der Stamm von einem dichten Überzug an ihm hinabwachsender Wurzeln oft ganz bedeckt. Die Wurzeln entstehen am Stamm in akropetaler Folge, zuweilen dicht hinter dem fortwachsenden Stammscheitel (Pteris aquilina). Wenn die Internodien sehr kurz bleiben und der Stamm ganz mit Blattblasen bedeckt ist, so entstehen die Wurzeln, wie bei Aspidium filix mas, aus den Blattstielen. Bei vielen Hymenophyllaceen, denen ächte Wurzeln fehlen, nehmen, wie erwähnt, Stammzweige eine wurzelähnliche Bildung an. — Die Blätter sind bei kriechenden und kletternden, sowie bei manchen frei aufrecht wachsenden Formen durch deutliche oder selbst sehr lange Internodien getrennt, bei dicken, aufstrebenden und senkrechten Stämmen sind die Internodien meist unentwickelt und die Blätter so dicht gestellt, dass keine freie Stammfläche oder nur ein sehr unbeträchtlicher Theil derselben übrig bleibt[1]). Viele Farnstämme zeigen bezüglich der Anordnung ihrer Glieder einen Unterschied zwischen Bauch- (der dem Substrate zugewendeten) Seite und Rückenseite, sie sind »dorsiventral«. So stehen bei manchen Hymenophylleen die Blätter auf der Rückenseite des Stammes; weniger scharf ausgesprochen ist dies bei einigen Polypodiumarten (z. B. vulgare und aureum), deren zwei Blattzeilen einander auf dem Rücken genähert sind, während bei Lygodium sogar nur eine einzige, dorsale Blattzeile von Anfang an vorhanden ist (vgl. auch das unten über die Verzweigung Gesagte).

Die Blätter der Farne sind allgemein ausgezeichnet durch die eingerollte Knospenlage; der Mittelnerv und die Seitennerven sind von hinten nach vorn eingekrümmt, erst mit dem letzten Wachsthum rollen sie sich aus einander. Die Blattformen gehören zu den vollkommensten des Pflanzenreichs. Sie zeigen eine enorme Mannigfaltigkeit des Gesammtumrisses: gewöhnlich ist die Lamina vielfach gelappt, verzweigt, gefiedert. Sie sind im Verhältniss zum Stamm und den dünnen Wurzeln meist sehr groß und erreichen zuweilen außerordentliche Dimensionen, Längen von 10—20 Fuß

---

1) Aus Form und Größenänderungen der älteren Blattarten schloss BROGNIART, dass die Stämme der Baumfarne längere Zeit nach dem Abfallen der Blätter noch in die Länge (und Dicke?) wachsen.

(Pteris aquilina, Cibotium, Angiopteris); sie sind immer gestielt und wachsen lange Zeit am Ende fort, der Stiel und die unteren Laminatheile sind oft schon völlig entfaltet, wenn die Spitze noch fortwächst (Nephrolepis), nicht selten ist dieses Wachsthum der Blattspitze ein periodisch unterbrochenes (s. unten); bei Lygodium wird der Blattstiel oder die Mittelrippe sogar einem schlingenden, lange Zeit fortwachsenden Stengel ähnlich, an welchem die Blattfiedern wie Blätter erscheinen. — Die Metamorphose der Blätter ist jedoch eine unbedeutende, an derselben Pflanze wiederholen sich immer dieselben Blattformen, meist Laubblätter; schuppenförmige Blätter finden sich an unterirdischen Ausläufern (Struthiopteris germanica und bei Osmunda regalis), wo sie ähnlich wie bei den Cycadeen etc. im Wechsel mit den Laubblättern auftreten und die Stammknospe im Winter einhüllen (PRANTL). In vielen Fällen nehmen die fertilen Blätter (die Sporangien besetzten) besondere Formen an; so enorme Abweichungen in der Ausbildung der Blätter einer Pflanze, wie bei den meisten Phanerogamen, kommen nicht vor; doch ist Platycerium alcicorne zu erwähnen, wo die Laubblätter periodisch wechselnd als breite, der Unterlage angedrückte Scheiben und als lange dichotomisch verzweigte (in unsern Gewächshäusern aber meist sterile) bandartige aufrechte Blätter sich ausbilden. Unter den verschiedenen Haargebilden der Farne sind besonders die sogen. Spreu-

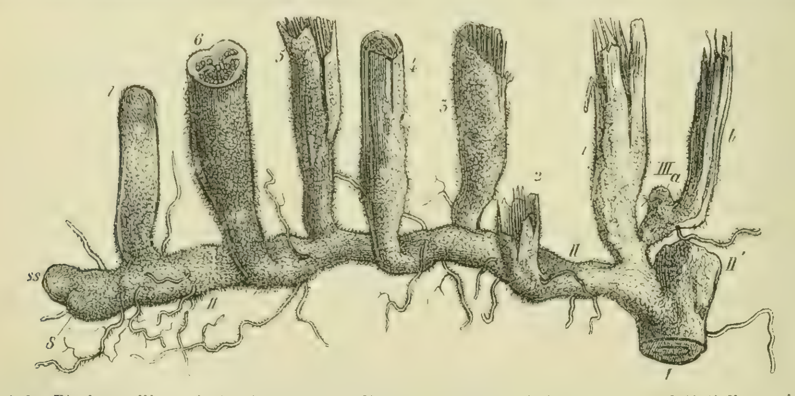


Fig. 156. Pteris aquilina, ein Theil des unterirdischen Stammes mit Blättern und Blattstielbasen in 1/2 der natürl. Größe. *I* älteres Stammstück, es trägt die beiden Gabeläste *II* und *II'*; *ss* der Scheitel des schwächeren Gabelastes *II*, neben ihm die jüngste Blattanlage 8; 1—7 die Blätter dieses Gabelastes, deren je eines in einem Jahr sich ausbildet; 1—5 die Blätter früherer Jahre, bis auf einige Entfernung vom Stamm bereits abgestorben, 6 das diesjährige Blatt mit entfalteter Lamina, der Stiel abgeschnitten; 7 das junge Blatt für's nächste Jahr, am Scheitel des Stiels ist die noch sehr kleine Lamina durch Haare ganz umhüllt. Der Blattstiel 1 trägt eine Knospe *IIIa*, die ein bereits abgestorbenes Blatt *b* entwickelt hat und dann in Ruhe übergegangen ist. — Die dünneren Fäden sind Wurzeln. — Alle in der Figur sichtbaren Theile sind unterirdisch.

haare oder Spreublätter auffallend durch ihre große Zahl und oft blattähnlich flächenförmige Ausbildung; meist sind die jüngeren Blätter von ihnen ganz bedeckt und verhüllt.

Nach dieser vorläufigen Orientirung wenden wir uns nun zur Betrachtung des Wachsthums der einzelnen Glieder.

Das fortwachsende Stammende eilt zuweilen dem Anheftungspunkt der jüngsten Blätter weit voraus und erscheint dann nackt, wie bei Polypodium vulgare, sporodocarpum und anderen kriechenden Farnen; ebenso bei Pteris aquilina, wo es bei alten Pflanzen (nach Hofmeister) oft mehrere Zoll weit blattlos fortwächst; bei vielen Hymenophyllaceen hat man nach Mettenius derartige blattlose Verlängerungen von Stammaxen für Wurzeln gehalten. In anderen Fällen dagegen, besonders bei aufrechtwachsenden Farnen, ist das Längenwachsthum des Stammes viel langsamer, sein Ende bleibt in einer Blattknospe verborgen. Der Stamm endigt häufig mit flachem Scheitel, zuweilen, wie bei Pteris, ist dieser sogar einer trichterförmigen Erhebung des älteren Gewebes eingesenkt (Fig. 160 *E*). Der Stammscheitel wird immer von einer deutlich unterscheidbaren Scheitelzelle eingenommen, die sich entweder durch alternirend geneigte Wände theilt und dann in der Ansicht von oben dem Querschnitt einer biconvexen Linse gleicht, oder sie ist dreiseitig pyramidal, mit convexer Vorderfläche und drei schiefen Seitenflächen, die sich hinten scheiden. Die Umrisse der Segmente, die im ersten Fall zweireihig, im anderen dreireihig oder nach complicirteren Divergenzen angelegt werden, verschwinden bald unter dem Einfluss zahlreicher Zelltheilungen und der Verzerrungen, welche das Wachsthum der den Scheitel umgebenden Gewebemassen und Blattstiele bewirkt. — Zweischneidig keilförmig ist z. B. die Scheitelzelle bei Pteris aquilina (wo die Segmente am horizontalen Stamme eine rechte und eine linke Reihe bilden; die Schneiden der Scheitelzelle sind nach oben und unten gekehrt [Fig. 157]), ferner nach Hofmeister bei Niphobolus chinensis, rupestris, Polypodium aureum, punctulatum, Platycerium alcicorne; bei Polypodium vulgare ist sie nach ihm bald zweischneidig, bald dreiseitig pyramidal; die letztgenannte Form hat sie bei Aspidium filix mas u. a. Als Regel darf man wohl bis auf Weiteres annehmen, dass kriechende Stämme mit bilateraler Ausbildung eine zweischneidige, aufrechte oder aufstrebende, welche allseitig ausstrahlende Blattrosetten tragen, eine dreiseitig pyramidale Scheitelzelle haben.

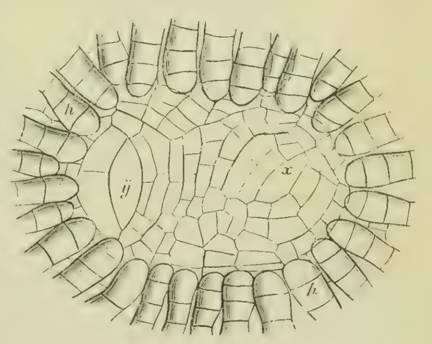


Fig. 157. Scheitelansicht des Stammendes von Pteris aquilina; *y* die Scheitelzelle des Stammes *x* Scheitelzelle des jüngsten Blattes; *hh* Haare, welche die von einem Gewebewulst umgebene Scheitelregion bedecken.

Die weiteren genetischen Beziehungen der Segmente der Stammscheitelzelle zur Anlage der Blätter und zum Aufbau des Stammgewebes selbst sind noch wenig im Einzelnen bekannt. Nicht zweifelhaft ist es, dass jedes Blatt nur einem einzelnen Segment seine Entstehung verdankt, und dass

die betreffende Segmentzelle schon frühzeitig zur Blattbildung verwendet wird; bei Ceratopteris geht nach KNY aus jedem Segment ein Blatt hervor (also ähnlich wie bei den Moosen), bei den meisten Farnen ist dies aber jedenfalls nicht der Fall.

Die Blattstellung entspricht zuweilen der geradreihigen Anlage der Segmente des Stammes: so die zweizeilige Stellung der Blätter von Pteris aquilina, Niphobolus rupestris und mancher Polypodien der zweizeiligen Segmentirung der Stammscheitelzelle; aber bei verwickelter, spiraliger Blattstellung und dreiseitig pyramidaler Scheitelzelle, wie bei Aspidium filix mas, mögen ähnliche Vorgänge wie bei den vielreihig beblätterten Moosen mit dreiseitiger Scheitelzelle (z. B. Polytrichum) stattfinden[1]).

Die Verzweigung[2]) und die Stellung der Seitenknospen zeigt bei den einzelnen Arten mehrfache Unterschiede. Es stehen die Seitenknospen entweder auf dem Rücken der Blattbasen (wie bei Aspidium filix mas Fig. 158), wo sie schon sehr frühe angelegt werden, oder seitlich von denselben auf dem Stamme und zwar entweder oberhalb oder unterhalb der Blattanlagen, seltener wie bei höheren Gewächsen in deren Axel. Allein nur bei der kleinsten Anzahl von Blättern finden sich gewöhnlich bei den radiären Farnstämmen Seitenknospen (bei Blechnum hastatum gelangt unterhalb jedes Blattes nach METTENIUS eine zum Ausläufer werdende Seitenknospe zur Entwicklung), bei den Baumfarnen ist die Endverzweigung des Stammes auf ein Minimum reducirt, sie findet gar nicht oder nur in abnormen Fällen statt.

Die Bildung der nicht durch Endverzweigung des Stammes entstehenden Adventivknospen ist bei den Farnen an die Blätter gebunden, und in manchen Fällen, wie z. B. bei Ceratopteris, findet eine Endverzweigung überhaupt nicht statt, sondern werden nur blattbürtige Knospen gebildet. Diese Knospen erscheinen auf dem Blattstiel oder auf der Lamina selbst. Die blattbürtigen Sprosse von Pteris aquilina (Fig. 160 *k*) stehen am Rücken einzelner Blattstiele nahe an der Basis; bei Aspidium filix mas (Fig. 158) entspringen sie ziemlich hoch über der Insertion meist an einer der seitlichen Kanten des Blattstiels; sie entstehen in beiden Fällen nach HOFMEISTER schon an dem jungen Blattstiel vor der Anlange seiner Lamina und vor der Differenzirung seiner Gewebe; eine einzige, oberflächliche Zelle des Blattstiels ist die Mutterzelle des neuen Sprosses; indem das umgebende Blattstielgewebe wallartig sie umwuchert, können sie bei Pteris in eine tiefe Einsenkung sich zurückziehen, wo sie zuweilen längere Zeit ruhen; der Blattstiel bleibt auch dann, wenn das Blatt längst abgestorben ist, bis über die Knospe hinaus saftig und mit Nährstoffen erfüllt, und bei Aspidium

---

1) Vgl. HOFMEISTER, Allg. Morph. pag. 509 und Bot. Zeit. 1870, pag. 441.

2) Vgl. METTENIUS, Über Seitenknospen bei Farnen, Abh. der Kön. Sächs. Ges. d. Wiss. 1860.

filix mas findet man nicht selten kräftige Stämme mit zahlreichen Blättern, an ihrem Hinterende noch verbunden mit dem Blattstiel eines älteren Stammes. In manchen Fällen, wie bei Struthiopteris germanica, werden die blattstielbürtigen Knospen zu langen unterirdischen Ausläufern, die

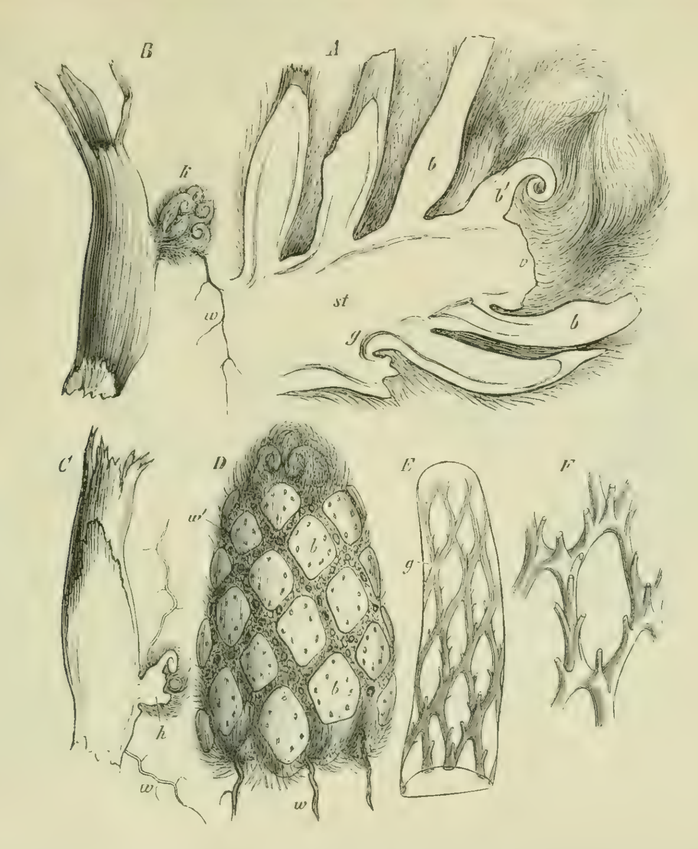


Fig. 158. Aspidium filix mas: *A* Längsschnitt durch ein Stammende; *v* die Gegend des Scheitels des Stammes *st*; *b b* die Blattstiele, *b'* ein junges noch eingerolltes Blatt, die übrigen durch lange Spreuhaare verhüllt; *g* Gefäßbündel. — *B* ein Blattstiel derselben Pflanze abgebrochen, bei *k* eine mit mehreren Blättern versehene Knospe tragend; *w* eine Wurzel dieser Knospe. — *C* ein ähnlicher Blattstiel längs durchschnitten, bei *w* eine Wurzel, bei *h* eine Knospe tragend. — *D* ein Stammende, dessen Blattstiele abgeschnitten sind (nur die jüngsten Blätter der Endknospe sind erhalten), um die Anordnung der Blätter zu zeigen; zwischen Stielen *b b* sind die Räume mit zahlreichen Wurzeln *w w'* erfüllt, die sämmtlich aus den Stielen selbst entspringen. — *E* ein Stammende, dessen Rinde abgeschält ist, um das Netz von Gefäßbündeln *g* zu zeigen. — *F* eine Masche dieses Netzes wenig vergrößert; man sieht die Basalstränge der in die Blätter austretenden Stränge.

mit Schuppenblättern besetzt am Ende sich aufrichten und eine Laubblattkrone über dem Boden entfalten: bei Nephrolepis undulata schwellen sie am Ende knollig an. — Aus der Lamina entspringen Adventivknospen, besonders bei vielen Asplenien[1]); bei Aspl. furcatum z. B. oft in großer Zahl

1) Vgl. über die Anlegung derselben HEINRICHER, in Sitz.-Ber. d. Ak. d. Wissensch. in Wien, 1878.

mitten aus der oberen Fläche der Lacinien, bei Aspl. decussatum aus der Basis der Fiedern (oder axillär an der Mittelrippe?) (Fig. 159); Ceratopteris thalictroides erzeugt nicht selten in allen Winkeln der zertheilten Blätter Knospen, die zumal dann, wenn man das abgeschnittene Blatt auf feuchten Boden legt, rasch austreiben und zu kräftigen Pflanzen heranwachsen. Auch diese Knospen entstehen schon sehr frühe aus oberflächlichen Zellen des Blattes. — Lange, herabhängende Blätter mancher Farne legen ihre Spitze



Fig. 159. Asplenium decussatum. Mittlerer Theil eines Blattes dessen Mittelrippe *st* die Blättchen *l* trägt, an der Basis des einen ist die Knospe *k* entstanden, die auch bereits eine Wurzel getrieben hat.

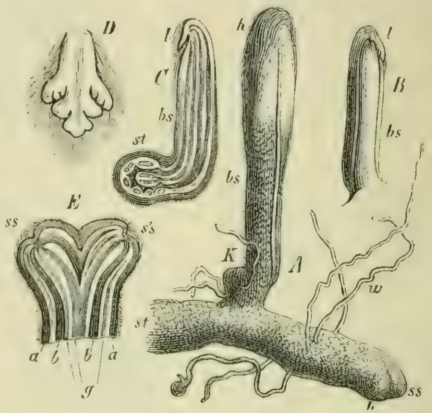


Fig. 160. Pteris aquilina; *A* das Ende eines Stammes *st*, dessen Scheitel bei *ss* liegt, neben diesem bei *b* eine junge Blattanlage, *bs* der Stiel eines Blattes im zweiten Jahre, bei *h* dessen durch Haare verhüllte Lamina; *K* eine Knospe am Rücken des Blattstiels, *w* Wurzeln. — *B* junges Blatt im zweiten Jahre, *bs* sein Stiel, *l* seine kleine Lamina von den Haaren befreit. — *C* Längsschnitt eines solchen Blattes mit dem Querschnitt des Stammes *st* zusammenhängend, *bs* und *l* wie bei *B*. — *D* die etwa 5mal vergr. Lamina eines Blattes im zweiten Jahre von vorn (d. h. von der Oberseite) gesehen. — *E* der horizontale Längsschnitt einer Gabelung des Stammes; *ss*, *s's* die beiden Scheitel, *aa* braunes Hautgewebe, *bb* braunes Sklerenchym, *g* Gefäßbündel (*A*, *B*, *C* in nat. Gr.).

auf die Erde, bewurzeln sich und treiben auch hier zuweilen neue Sprossen (Chrysodium flagelliferum, Woodwardia u. a.).

Das W a c h s t h u m des B l a t t e s ist ein streng basifugales Spitzenwachsthum, dem auch die weitere Ausbildung in basifugaler Richtung folgt; zuerst wird der Stiel angelegt, am Scheitel desselben beginnt die Lamina erst später sich zu zeigen, ihre untersten Theile werden zuerst, ihre höheren der Reihenfolge nach basifugal angelegt. Sehr merkwürdig ist die außerordentliche Langsamkeit dieses Wachsthums, die nur noch bei den Ophioglosseen ihres Gleichen findet. Bei älteren Pflanzen von Pteris aquilina wird das Blatt volle zwei Jahre vor seiner Entfaltung angelegt; im Anfang des zweiten Jahres ist nur erst der etwa einen Zoll hohe Stiel vorhanden, der bisher mit einer Scheitelzelle (die sich durch alternirend schiefe Wände theilt) fortwuchs; im Sommer des zweiten Jahres erst entsteht am Scheitel dieses stabförmigen Körpers die Lamina, die man dann als ein winziges Plättchen unter den

langen Haaren verborgen findet; sie biegt mit ihrer Spitze sofort abwärts und hängt wie eine Schürze von dem Scheitel des Stiels herab (Fig. 160, *B*, *C*, *D*); sie wächst nun unterirdisch so weit heran, dass sie im dritten Frühjahre, wenn sie durch die Streckung des Stiels über den Boden erhoben wird, sich nur zu entfalten braucht. — Auch die sämmtlichen Blätter einer Rosette von Aspidium filix mas sind schon zwei Jahre vor ihrer Entfaltung angelegt; auch hier bildet sich im ersten Jahre der Blattstiel und an den ältesten Blättern der jungen Rosette die erste Anlage der Lamina.

Am auffallendsten tritt aber das basifugale Spitzenwachsthum der Lamina der Farnblätter dann hervor, wenn es, ohne einen bestimmten Abschluss zu erreichen, lange Zeit stetig fortschreitet, während die unteren Theile der Lamina schon längst völlig entwickelt sind, wie bei Nephrolepis. Die schon oben erwähnte periodische Unterbrechung des Spitzenwachsthums der Lamina findet sich bei vielen Gleichenien und Mertensien, wo die Entwicklung der Blätter über dem ersten Fiederpaar (und zwar bei vielfacher Fiederung oft in mehreren Graden der Verzweigung wiederholt) stehen bleibt, so dass die Spitze, scheinbar eine Knospe in der Gabeltheilung bildend, entweder für immer unentwickelt zurückbleibt oder erst in einer folgenden Vegetationsperiode und dann auf dieselbe Weise wieder nur unvollständig sich entwickelt; es scheint sich diese absatzweise Entwicklung der Blätter auf viele Jahre hinaus erstrecken zu können (Braun: Verjüngung 123). Nach Mettenius ist die Spreite mancher Hymenophyllaceen einer unbegrenzten Fortbildung fähig und innovirt alljährlich; auch die primären Zweige der Blattspreite von Lygodium bleiben nach der Bildung von je zwei Fiedern zweiter Ordnung am Ende in einem knospenähnlichen Zustande, während die Mittelrippe des Blattes unbegrenzt fortwachsend einen schlingenden Stengel nachahmt.

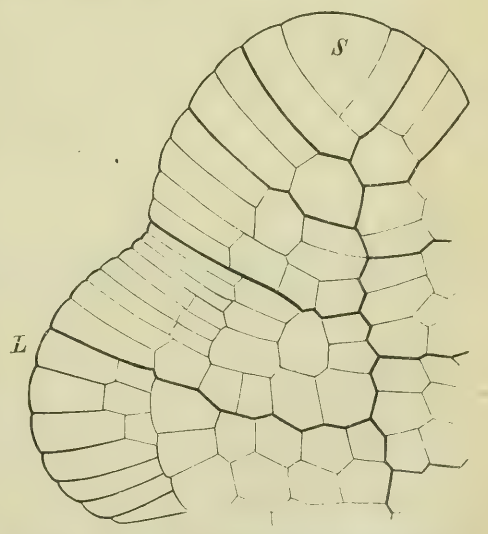


Fig. 161. Spitze eines Blattes von Ceratopteris thalictroides (nach Kny). *S* die Scheitelzelle des Blattes, bei *L* Anlage eines Seitenlappens (Lacinie) des Blattes, bei dessen Bildung keine Scheitelzelle auftritt.

Die Verzweigung der Blattspreiten der Farne ist nicht selten im entwickelten Zustand gabelig, wie bei Platycerium, Schizaea u. a., am häufigsten aber ist das Blatt ein- oder mehrfach gefiedert. — Die Blattanlagen

werden am Vegetationspunkt des Stammes durch Hervorwölben Einer Zelle gebildet. Der Vegetationspunkt der Blattanlage wird entweder von Anfang an wie beim Cotyledon von einer Gruppe von Randzellen eingenommen, oder anfangs von einer »zweischneidigen« keilförmigen Scheitelzelle, die eine Zeit lang in der Blattebene gelegene Segmente bildet (Fig. 161), dann aber, ganz ähnlich wie bei den Prothallien durch Auftreten einer Perikline etc., durch eine Zellgruppe ersetzt wird. Die Verzweigungen des Blattes (Fiederblättchen etc.) erfolgen, indem unterhalb des Blattvegetationspunktes eine Zellgruppe ein gesteigertes Wachsthum zeigt und so die Anlage eines Fiederblattes bildet (Fig. 161 bei *L*).

Die Wurzeln. Im Allgemeinen bildet der Stamm, indem er fortwächst, auch in akropetaler Folge immer neue Wurzeln, die bei den kriechenden Arten ihn sofort an der Unterlage befestigen; bei Pteris aquilina

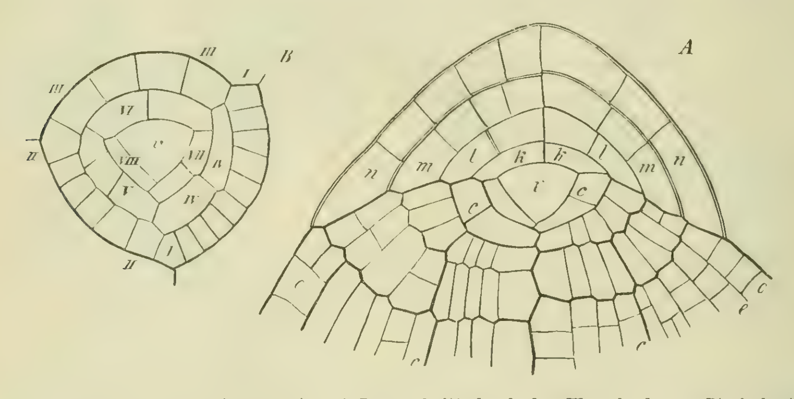


Fig. 162. Scheitelregion von Farnwurzeln. *A* Längsschnitt durch das Wurzelende von Pteris hastata; *v* Scheitelzelle, *k* Segment derselben, das zur Wurzelhaube kommt, die aus den Schichten *k*, *l*, *m*, *n* besteht, *c* Segmente des Wurzelkörpers; *B* Querschnitt durch die Scheitelzelle und die anliegenden Segmente der Wurzel von Aspidium filix femina (nach Naegeli und Leitgeb).

erscheinen die neuen Wurzeln dicht hinter dem Scheitel, und hier wie bei Aspidium filix mas treten sie auch aus den noch sehr jungen »Adventivknospen« der Blattstiele hervor. Es wurde auch oben schon erwähnt, dass bei der letztgenannten Pflanze, wenn im erwachsenen Zustand ihr Stamm mit Blattstielen völlig bedeckt ist, sämmtliche Wurzeln aus diesen, nicht aus dem Stamme entspringen; bei den Baumfarnen ist zumal der untere Theil des aufrechten Stammes von dünnen Wurzeln ganz bedeckt, die abwärts wachsend, eine mehrere Zoll dicke Hülle bilden, bevor sie in die Erde eindringen und so dem Stamme eine breite Basis geben, obgleich er gerade hier viel dünner ist; aber auch an den oberen Partien sind die Wurzeln zahlreich. Bei kleinen Pflanzen sind sie sehr dünn, bei großen Stöcken erreichen sie etwa 1—3 Mm. Dicke, sie sind cylindrisch, gewöhnlich mit zahlreichen Wurzelhaaren filzig bekleidet und braun bis schwarz gefärbt. — Die Wachsthumsgeschichte der Farnwurzeln wurde von Naegeli

und Leitgeb (Sitzungsber. der bair. Akad. der Wiss. 1865. 15. Dec.) studirt (Fig. 162). Die Scheitelzelle ist dreiseitig pyramidal mit gleichseitiger Scheitelfläche; die durch gewölbte Querwände abgeschnittenen Segmente der Haube (die Kappen) zerfallen zunächst in je vier kreuzweise gestellte Zellen, so dass die Kreuze in den successiven Kappen um 45° alterniren; jede der vier Zellen einer Kappe zerfällt dann in zwei äußere und eine innere (centrale), so dass die Kappe nun aus vier in ein Kreuz gestellten inneren und acht äußeren Zellen gebildet ist; dann können noch weitere Theilungen folgen; die mittleren Kappenzellen wachsen schneller in axiler Richtung und können sich durch Querwände theilen, wodurch die Kappe in der Mitte zweischichtig oder mehrschichtig wird. Auf die Bildung einer Kappe folgt gewöhnlich die Bildung dreier Wurzelsegmente, bevor eine neue Kappe gebildet wird; die Wurzelsegmente liegen, entsprechend der dreiseitigen Scheitelzelle, in drei geraden Längsreihen. Jedes der dreieckig tafelförmigen Segmente nimmt ein Drittel des Wurzelumfangs ein und theilt sich zuerst durch eine radiale Längswand in zwei ungleiche Hälften; der Querschnitt der Wurzel zeigt nun sechs Zellen (Sextanten), von denen drei sich im Centrum berühren, während die drei anderen nicht ganz bis zum Mittelpunkt reichen. Jede dieser sechs Zellen theilt sich dann durch eine perikline (mit der Oberfläche parallele) Wand in eine innere und eine äußere Zelle; die innere gehört dem Gefäßbündel an, das also aus sechs um den Mittelpunkt gelagerten Zellen entsteht, während die sechs äußeren Zellen die Anlagen der Rinde darstellen.

Die Farnwurzeln verzweigen sich gleich denen der Equiseten monopodial, die Seitenwurzeln entstehen in akropetaler Folge auf der Außenseite der primordialen Gefäßstränge, also meist zweireihig, selten drei und vierreihig. Die Mutterzellen der Seitenwurzeln gehören der innersten Rindenschicht an und sind von dem Gefäßstrang der Mutterwurzel durch das Pericambium getrennt; die Wurzelanlagen treten schon nahe dem Scheitel auf, wenn die Gefäße noch nicht vorhanden sind. Adventive Seitenwurzeln (hinter schon vorhandenen entstehend) giebt es nicht. Die Mutterzelle einer Seitenwurzel bildet zunächst durch drei schiefe Theilungen ihre dreiseitige pyramidale Scheitelzelle, dann wird von dieser die erste Haubenkappe gebildet. Entstehen in der Seitenwurzel zwei Primordialgefäßstränge, so liegen sie bezüglich der Mutterwurzel rechts und links. Die Rinde der Mutterwurzel wird einfach durchbrochen, eine Wurzelscheide nicht gebildet.

Sehr mannigfaltig sind die Haarbildungen der Farne; nicht nur an den Wurzeln selbst, sondern auch an unterirdischen Stämmen und Blattstielbasen entstehen ächte Wurzelhaare, einfache, ungegliederte Schläuche (Pteris aquilina, Hymenophyllaceen); an oberirdisch kriechenden Stämmen und an ihren Blattstielen fallen die zahlreichen, meist bräunlich oder dunkelbraun gefärbten, bald absterbenden (rauschenden), flächen-

förmigen, vielzelligen Haare auf, die als Spreuhaare bezeichnet wurden, die Knospentheile oft ganz verhüllen und 1—6 Cent. Länge erreichen (Polypodium, Cibotium u. a.); auf der Lamina erscheinen zuweilen lange starke Borsten (Acrostichum crinitum), häufig feine zarte Gliederhaare.

Die Sporangien der Farne sind kleine rundliche Kapseln, welche bei den Polypodiaceen und Cyatheaceen lang gestielt, bei den anderen aber sitzend sind. Die Kapselwand besteht im reifen Zustand aus einer Zellenschicht; eine quer oder schief oder längslaufende Zellreihe derselben ist eigenthümlich ausgebildet und wird dann als Ring bezeichnet, durch dessen Contraktion bei der Austrocknung die Kapsel (rechtwinklig zur Ebene des Ringes) aufreißt; oder es ist statt des Ringes eine scheitelständige oder seitliche Gruppe von Wandungszellen der Kapsel in ähnlicher Weise ausgebildet.

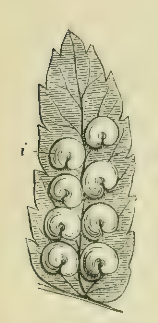


Fig. 163. Aspidium filix mas: Unterseite einer Lacinie der Lamina, acht Indusien zeigend (*i*); 2mal vergr.

Die Sporangien sind gewöhnlich in Gruppen vereinigt, jede Gruppe wird als Sorus bezeichnet; der Sorus enthält entweder eine geringe, bestimmte Anzahl oder eine große, unbestimmte Zahl von Sporangien und zwischen diesen häufig noch zarte gegliederte Haare, die Paraphysen; häufig wird der ganze Sorus von einer Wucherung des Blattes, dem Indusium, wie von einem Dach bedeckt, oder wie

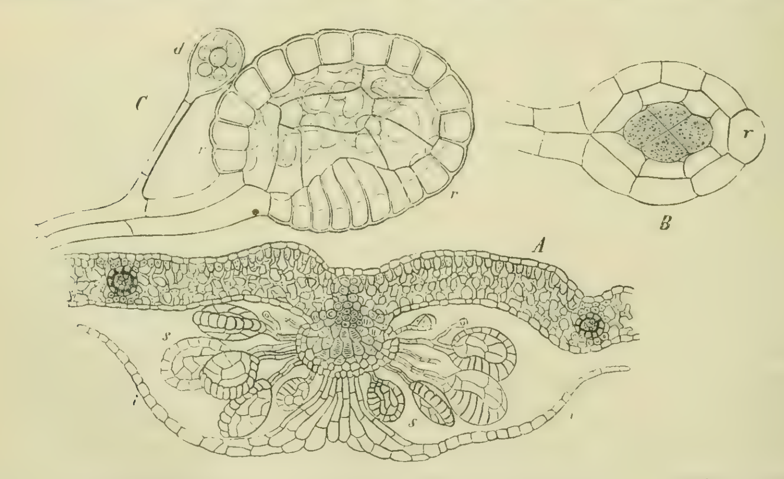


Fig. 164. Aspidium filix mas. — *A* Querschnitt des Blattes mit einem aus den Sporangien s und dem Indusium *ii* bestehenden Sorus; rechts und links im Mesophyll des Blattes je ein kleines Gefäßbündel, dessen Scheiden an den nach innen gekehrten Wänden die dunkelbraunen Verdickungen zeigen. — *B* junges Sporangium, der Ring desselben steht senkrecht auf der Papierebene, *r* seine oberste Zelle; im Inneren sind vier Zellen sichtbar, die aus der Theilung der Centralzelle entstanden sind. — *C* Seitenansicht eines fast reifen Sporangiums, *rr* der Ring, *d* die gestielte, dieser Art eigenthümliche Drüse; in der Kapsel scheinen die jungen, eben gebildeten Sporen durch.

von einem Kelch umgeben, oder selbst ganz wie von einer Fruchtkapsel eingeschlossen; das Indusium ist oft nur eine Exkrescenz der Epidermis.

In anderen Fällen besteht es aus einem Auswuchs des Blattgewebes selbst und ist dann mehrschichtig, selbst Spaltöffnungen tragend, bei den Lygodien ist jedes einzelne Sporangium von einer taschenförmigen Wucherung des Blattgewebes wie von einer Bractee verhüllt, das Indusium entsteht hier[1]) unterhalb der randständigen Sporangienanlage als Ringwall, der heranwachsend das Sporangium in eine Tasche einhüllt, deren Oberseite in ihrer Struktur mit der Blattoberseite übereinstimmt. Ein «falsches Indusium», welches nicht wie die bisher erwähnten eine Neubildung des Blattes ist, kommt dadurch zu Stande, dass der Blattrand sich über den Sorus zurückschlägt oder einrollt (z. B. Allosurus, Cheilanthes, viele Pterisarten). — Sori bilden sich gewöhnlich nicht auf allen Blättern der erwachsenen Pflanze, zuweilen wechseln Gruppen fertiler mit Gruppen steriler Blätter in regelmäßiger Periodicität, wie bei Struthiopteris germanica; zuweilen sind die Sori in gleichartiger Weise über die ganze Lamina vertheilt, in anderen Fällen an bestimmte Abschnitte derselben gebunden. Die fertilen Blätter können den sterilen im Übrigen gleich sein oder sich von diesen auffallend unterscheiden; letzteres wird nicht selten dadurch bewirkt, dass die Entwicklung des Mesophylls zwischen und neben den fertilen Nerven ganz oder theilweise unterbleibt: das fertile Blatt oder der fertile Theil eines solchen erscheint dann wie eine mit Sporangien besetzte Ähre, oder Rispe (Osmunda, Aneimia). — Gewöhnlich entstehen die Sporangien auf den Blattnerven und zwar auf der Unterseite oder am Rande der Lamina; bei den Acrostichaceen aber nehmen sie ihren Ursprung sowohl von den Nerven, wie von dem Mesophyll; sie bedecken bei Olfersia beide Blattflächen zu den Seiten der Mittelrippe oder nur die Unterseite, wie bei Acrostichum. — Wenn, wie gewöhnlich, die Nerven die alleinigen Träger der Sporangien sind, so können diese dem sterilen Nerven gleich sein, oder die fertilen Nerven erfahren an den Stellen, wo sie die Sori tragen, verschiedene Ver-

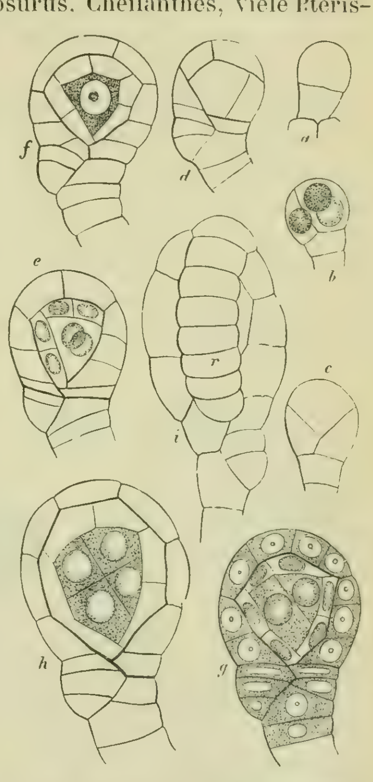


Fig. 165. Entwicklung des Sporangiums von Asplenium Trichomanes; Reihenfolge nach den Buchstaben *a* bis *i*. — Bei *i* ist *r* der Ring, die anderen Figuren sind im optischen Längsschnitt gegeben, ihr Ring würde senkrecht auf dem Papier stehen (Vergr. 550.).

1) PRANTL: Untersuchungen über die Gefäßkryptogamen. Heft II (Schizaeaceen).

änderungen: sie schwellen polsterartig an (bilden ein Receptaculum, ein Namen, der besser mit der Bezeichnung Placenta vertauscht würde, da das Receptaculum der Farne der Placenta der »Phanerogamen« analog ist), oder sie treten über den Blattrand vor, wie bei den Hymenophyllaceen. Der Sorus kann dem Ende eines Nerven aufsitzen, der dann nicht selten zwei Gabeläste treibt, in deren Winkel der Sorus sitzt, oder er tritt als dorsaler Sorus hinter dem Nervenende hervor, oder der Sorus läuft an der Seite des Nerven auf längere Strecken hin; zuweilen verlaufen die fertilen Nerven dicht neben dem Blattrande, in anderen Fällen neben der Mittelrippe der Lamina u. s. w.

Die Entwicklung des Sporangiums[1]) verläuft bei allen untersuchten Farnen der Hauptsache nach ebenso wie bei den hier zunächst zu besprechenden Polypodiaceen[2]). Das Sporangium entsteht aus einem papillenförmigen Auswuchs einer der Epidermiszellen, welche den Keimboden des Sorus bilden. Diese Papille wird durch eine Querwand abgeschnitten, worauf nach weiterer Verlängerung in der so gebildeten Mutterzelle des Sporangiums eine Querwand auftritt; die untere Zelle liefert den Stiel, die obere die Kapsel des Sporangiums. Die Stielzelle verwandelt sich durch intercalare Quertheilungen und Längswände in meist drei Zellreihen; die ungefähr halbkugelige Mutterzelle der Kapsel wird zunächst durch vier succesive, schiefe Theilungen in vier planconvexe Wandungszellen und eine tetraëdrische Innenzelle, welche das Archespor ist, umgewandelt; in jenen erfolgen noch weitere Theilungen senkrecht zur Oberfläche, während das Archespor noch einmal vier tafelförmige Segmente bildet, welche parallel den äußeren Wandungszellen liegen. Auch diese inneren Wandungszellen theilen sich senkrecht auf die Oberfläche der Kapsel und können auch in zwei Schichten zerfallen, die zusammen die Tapetenzellen darstellen. Die Zellen der Wandschicht, aus denen der Ring hervorgehen soll, theilen sich noch weiter durch auf der Oberfläche des Sporangiums und auf der Mittellinie des Ringes senkrechte, unter sich parallele Wände, bis die bestimmte Zellenzahl des Ringes erreicht ist; sie treten dann über die Oberfläche der Kapsel gewölbt

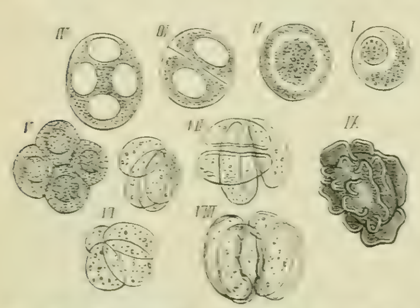


Fig. 166. Sporenentwicklung von Aspidium filix mas (550). Vergl. den Text.

1) Vgl. Rees, Entwickl. des Polyp.-Sporangiums. Jahrbuch für wissensch. Bot. V. 1866. — Russow, Vergl. Unters. Petersburg. 1872. — Prantl a. a. O. I u. II.

2) In demselben Sorus findet man, wenn die ersten Sporangien reifen, alle Entwicklungsgrade der jüngeren daneben.

hervor. Während nun ferner das tetraëdrische Archespor durch successive Zweitheilungen die Mutterzellen der Sporen bildet, werden die Tapetenzellen aufgelöst, der innere Raum des Sporangiums dadurch und durch das Flächenwachsthum der äußeren Wandschicht bedeutend erweitert, so dass der Complex der Mutterzellen (nach Russow sind es gewöhnlich sechszehn) ganz frei in der das Sporangium erfüllenden Flüssigkeit schwimmt (Fig. 164).

Jede Sporenmutterzelle (Fig. 165 *I*) ist mit einem deutlichen Kern versehen (vgl. z. B. Fig. 166 von Aspidium filix mas; die Figur ist in einer Zeit gezeichnet, wo die Verhältnisse der Kerntheilung noch nicht bekannt waren, deren Einzelnheiten daher in II, III und IV nicht warnehmbar sind), durch dessen Theilung zwei neue Kerne entstehen, indem jeder derselben sich nochmals theilt, erscheinen vier neue kleinere Kerne (*IV*); worauf die Mutterzelle in vier Sporenzellen zerfällt (*V*), deren gegenseitige Lagerung, wie Fig. *VI*, *VII*, *VIII* zeigt, verschieden ist. Die Spore umkleidet sich nun mit ihrer Haut, die sich in ein Endosporium, das bei Osmunda u. a. Zellstoffreaktion zeigt, bei Gleichenia u. a. nicht, und in ein cuticularisirtes, braunes, mit Leisten versehenes Exosporium differenzirt (*IX*); der Inhalt der Spore bildet bei den Osmundaceen und Hymenophylleen Chlorophyll. — Bei verschiedenen anderen Polypodiaceen verläuft die Sporenbildung nach Russow insofern etwas abweichend, als die Mutterzelle, ähnlich wie bei der Pollenbildung der Phanerogamen, in vier ziemlich dickwandige Fächer zerfällt (sog. Specialmutterzellen), worauf der Protoplasmakörper eines jeden Faches sich mit der bleibenden Sporenhaut umgiebt, die Muttterzellhaut mit ihren Fachwänden wird dann aufgelöst. — Sporen der durch Fig. 166 bezeichneten Form werden bilaterale genannt, im Gegensatz zu solchen, welche nach tetraëdrischer Anordnung der vier Kerne in der Mutterzelle entstehen, daher abgerundet tetraëdrisch geformt sind; bei den Hymenophyllaceen, Osmundaceen und Cyatheaceen sollen diese allein vorkommen, bei den anderen Familien bald diese, bald jene. Die Vorgänge der Wandbildung sind im übrigen noch mancher Aufklärung bedürftig.

Die Sporangienentwicklung der andern Filicineen stimmt mit der eben geschilderten in der Hauptsache überein, d. h. darin, dass das Sporangium hervorgeht aus einer Epidermiszelle, ein tetraëdrisches[1] Archespor bildet, das zuerst die Tapetenzellen abgiebt, und sich dann in die Sporenmutterzellen theilt. Bezüglich der Stellungsverhältnisse dagegen finden sich mehrfache Abweichungen. Bei Ceratopteris z. B. sind die Sporangien nicht in sori vereinigt und stehen nicht auf einem «Receptaculum» (Placenta), sondern nehmen, zur Zeit wo das Sporophyll noch eingerollt ist, einzeln aus Oberflächenzellen der Blattunterseite in akropetaler (aber durch Intercalirungen gestörter) Reihenfolge ihren Ursprung. — Bei den Hymenophylleen

1) Bezüglich der Schizaeaceen s. u.

wird das Receptaculum (die Placenta) gebildet durch das über die Blattfläche hinaus verlängerte Ende eines Blattnerven, an dem die Sporangien in basipetaler (wie bei den Polypodiaceen) Reihenfolge entstehen. Der Sorus wird umgeben von einem becherförmigen Indusium. Bei Aneimia, Lygodium gehen die Sporangien einzeln aus Zellen des Blattrandes hervor, und hier ist auch die Zellenanordnung eine etwas andere. Das Sporangium entsteht durch Hervorwölbung einer Zelle des Blattrandes. Der (periklinen) Grundwand dieser Zelle setzt sich eine Antikline an, dieser eine entgegengesetzt geneigte, dann dieser wieder eine der ersten parallele, darauf folgt eine (dem Blattrand parallele) Perikline, welche eine äußere Wandungszelle und das Archespor abtrennt, das letztere hat hier aber nicht die Gestalt eines Tetraëders, sondern annähernd eines Cylinderquadranten, eine Verschiedenheit von dem gewöhnlichen Verhalten, die jedenfalls bedingt ist durch den randständigen Ursprung der Sporangien. Der «Ring» der Schizaeaceensporangien wird gebildet von einer auf dem Sporangienscheitel liegenden Zellgruppe mit verdickten Wänden. Die Öffnung der Sporangien erfolgt durch einen Längsspalt (die der Polypodiaceen durch einen Querspalt), also auch hier rechtwinklig zum «Ring». Der eigenthümlichen Indusienbildung von Lygodium wurde oben schon Erwähnung gethan. — Auch die Sporangien der Osmundaceen folgen (nach Prantl) dem gewöhnlichen Entwicklungsgang, sie sind zu indusienlosen Sori vereinigt.

a. Gewebebildung[1]).

Die Epidermis der Farnblätter ist ausgezeichnet einerseits durch ihren Chlorophyllgehalt, der den Epidermiszellen phanerogamer Landpflanzen gewöhnlich fehlt, und andererseits durch die eigenthümliche Bildung ihrer Spaltöffnungen. Diese entstehen,

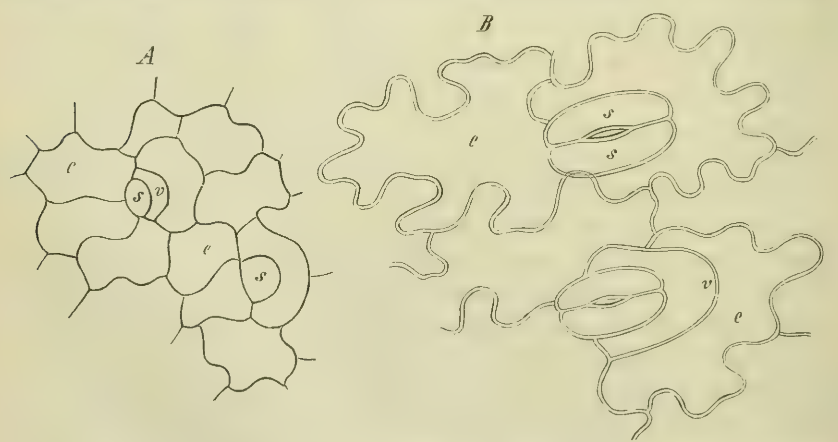


Fig. 167. Pteris flabellata; Entwicklung der Spaltöffnungen. *A* sehr jung, *B* fast fertig, *e* Epidermiszellen, *s* in *A* Mutterzelle der Schließzellen, *v* vorbereitende Zelle.

wie Fig. 167 (von Pteris flabellata) zeigt, dadurch, dass durch eine uhrglasförmig gebogene Wand von der Epidermiszelle eine kleine Zelle abgetrennt wird, die entweder

1) Vgl. de Bary, Vergleichende Anatomie, pag. 181 ff., 289 ff., 355 ff. u. a. a. O.

selbst die Spaltöffnungsmutterzelle darstellt, oder diese erst durch eine zweite Antikline von sich abtrennt. Bei Aneimia dagegen liegen die Spaltöffnungen in der Mitte einer Epidermiszelle (Fig. 169 *s*). Diese auch bei Polypodium Lingua sich findende eigenthümliche Lagerung kommt dadurch zu Stande, dass die Wand der Spaltöffnungsmutterzelle die Form eines senkrecht zur Oberfläche der Epidermis gestellten, keine Seiten-



Fig. 168. Stück eines Adiantum-Blattes (nat. Größe) mit wiederholt gabelig getheilten Blattnerven, welche fächerförmig von der Blattbasis ausgehen.

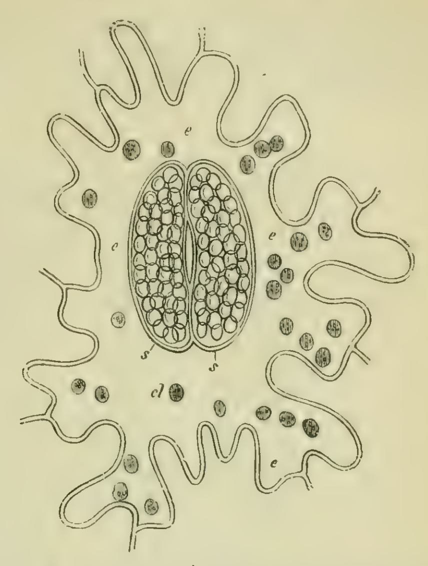


Fig. 169. Aneimia fraxinifolia; Flächenansicht einer Spaltöffnung die in der Mitte einer Epidermiszelle liegt. *ss* Schließzelle der Spaltöffnung, *e* Epidermis, *cl* Chlorophyllkörner derselben.

wand berührenden Ringes hat, der nach innen conisch verjüngt ist. Gelegentlich findet sich übrigens auch hier ein Verhalten, wie das in der vorhergehenden Figur dargestellte.

Das Grundgewebe des Stammes und der Blattstiele besteht bei manchen Arten (Polypodium aureum, P. vulgare, Aspidium filix mas) ganz aus dünnwandigem Parenchym; bei anderen, wie Gleichenia, Pterisarten und Baumfarnen differenziren sich strangartige, band- oder fadenförmige Partien des Grundgewebes, deren Zellen sich stark verdicken, braunwandig, hart und prosenchymatisch werden; im Stamm von Pteris aquilina (Fig. 179) ziehen zwei solcher dicken Sklerenchymbänder *pr* zwischen den inneren und äußeren Gefäßbündeln hin, feine Sklerenchymfäden erscheinen auf dem Querschnitt des farblosen Parenchyms als dunkle Punkte; in anderen Fällen, wie bei Polypodium vaccinifolium und den Baumfarnen, bilden dunkele Sklerenchymschichten, deren Natur hier zuerst von Mohl richtig erkannt wurde, dicke, sehr feste Scheiden um die Gefäßbündel, denen der aufrechte Stamm ganz vorwiegend seine Festigkeit verdankt. — Auch die äußere unter der Epidermis liegende Schicht des Grundgewebes dickerer Stämme und Blattstiele wird oft dunkelbraun und sklerenchymatisch, eine harte, feste Schale bildend; so z. B. wieder bei Pteris aquilina (Fig. 179 *A*, *r*) und den Baumfarnen. Um trotz dieses festen Panzers die Communikation der äußeren Luft mit dem inneren, an assimilirten Stoffen reichen Parenchym zu erleichtern, ist diese harte Schale bei Pteris aquilina an den beiden Seitenlinien des Stammes unterbrochen, dort tritt das farblose Parenchym bis an die Oberfläche hervor; bei den Baumfarnen dagegen treten an den Blattkissen Gruben auf, wo das Sklerenchym durch lockeres, pulveriges Gewebe ersetzt ist (Mohl).

Als eine vereinzelte, histologische Eigenthümlichkeit ist hier nebenbei zu erwähnen, dass bei Aspidium filix mas im Grundgewebe des Stammes nach Schacht gestielte, rundliche Drüsen vorkommen, die Sachs auch im grünen Parenchym der Blätter und an den Sporangienstielen derselben Pflanze (Fig. 164, *C, d*) aufgefunden hat.

Die Blattspreite besteht nur bei den Hymenophyllaceen aus einer einzigen Zellenschicht, ähnlich wie bei den Laubmoosen; bei allen anderen Farnen ist sie mehrschichtig, zwischen oberer und unterer Epidermis liegt ein schwammiges, chlorophyllreiches Parenchym, das Mesophyll, durchzogen von den Gefäßbündeln, welche die Nervatur des Blattes bilden. — Der Verlauf der Nerven ist sehr verschieden; zuweilen verlaufen sie,

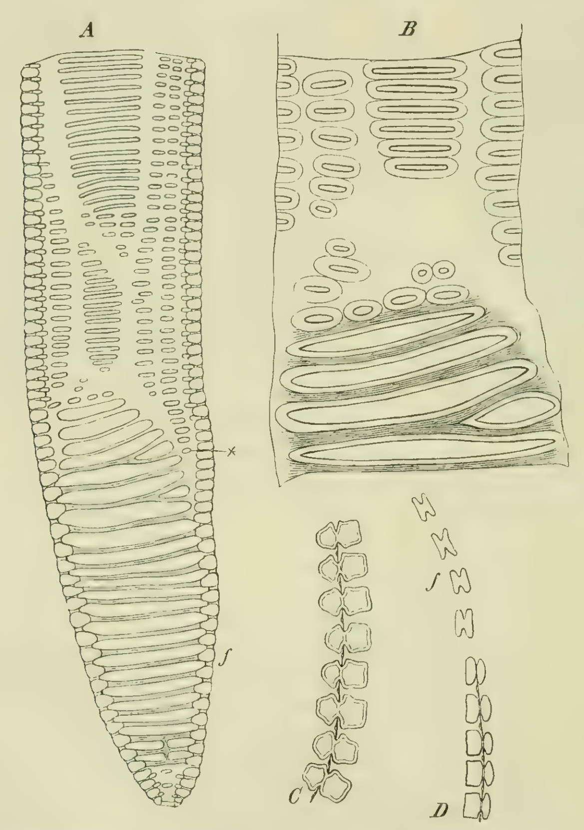


Fig. 170. Pteris aquilina (Rhizom). *A* (142) Ende eines kurzen Gefäßgliedes; die schräge, leiterförmige Endfläche *f* und ein Stück Seitenwand in Flächenansicht. *B* ein Stück von *A* bei +, 375mal vergr., *C* (375) dünner Längsschnitt durch ein Stück Seitenwand an der Berührungsfläche zweier Gefäße. *D* (375) desgleichen durch die geneigte Zwischenwand (*f*) und ihren an die Seitenwand grenzenden Rand. Bei *f* die Tüpfel offen. (Aus de Bary vergl. Anatomie).

unter spitzen Winkeln dichotomisch verweigt, fächerähnlich von unten nach oben und seitwärts, ohne zu anastomisiren und ohne einen stärkeren Mittelnerv zu bilden (Fig. 168); häufiger wird die ganzrandige Lamina oder eine Lacinie des gelappten, zertheilten oder gefiederten Blattes von einem deutlichen, wenn auch schwach hervorspringenden Medianus durchzogen, von welchem schwächere Stränge, die sich selbst wieder monopodial oder gabelig verzweigen, entspringen und zu den Seitenrändern hinlaufen; häufig anastomisiren die feineren Nerven ähnlich wie bei den meisten Dicotylenblättern, und theilen die Fläche in Areolen von charakteristischem Aussehen.

Die Gefäßbündel der Farne sind im Stamme (mit Ausnahme von Osmunda) concentrisch gebaut, d. h. der Gefäßtheil liegt in der Mitte und wird umgeben von dem Siebröhrentheil, dem Phloëm (Fig. 171). Bei Osmunda sind die Gefäßbündel collateral, d. h. der Siebtheil liegt neben dem Gefäßtheil, und zwar gewöhnlich vor demselben, gegen die Stammperipherie hin. Collaterale Gefäßbündel finden sich außerdem in den Blättern vieler Farne.

Im Gefäßtheil (Xylem) des Gefäßbündels finden sich nur in seltenen Fällen wirkliche Gefäße mit perforirten Wänden; meist besteht derselbe seiner Hauptsache nach aus weiten langen Treppen-Tracheiden mit behöften Tüpfeln. Bei Pteris aquilina finden sich wirkliche Gefäße mit leiterförmig durchbrochenen Scheidewänden (Fig. 170).

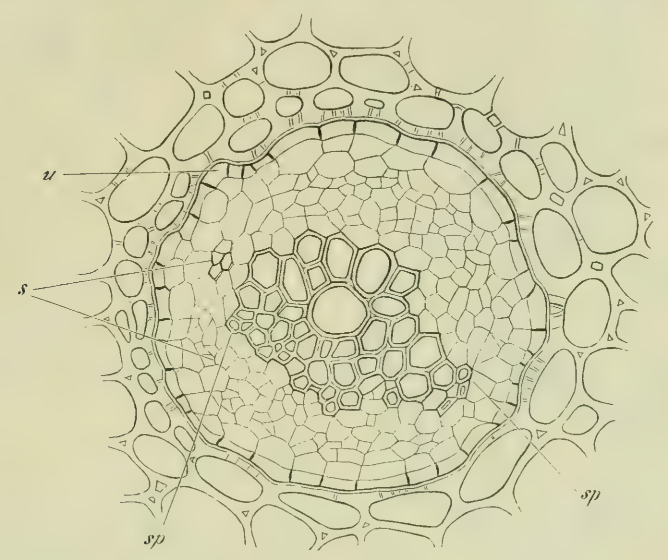


Fig. 171. Polypodium vulgare. Querschnitt durch ein schwaches Gefäßbündel des kriechenden Stammes (Rhizoms). *s* Siebröhrenregion, Siebröhrenstruktur nicht deutlich; *sp* enge Spiraltracheiden des Gefäßtheils, die die Mehrzahl bildenden Elemente sind Treppentracheiden; *u* die Endodermis (Strangscheide) augenscheinlich aus derselben Zellschicht mit der nach innen angrenzenden Parenchymscheide durch tangentiale Theilung entstanden; außerhalb *u* Parenchym mit getüpfelten Zellwänden, die Tüpfelung ist in der Fig. nur an einigen Stellen angedeutet. (Aus DE BARY vergl. Anat.)

Zwischen oder selten außen an den Treppentracheiden liegen an bestimmten Punkten einige enge Spiral- und enge Treppentracheiden, die Erstlinge bei Entstehung des Gefäßtheiles, von denen aus die Entwicklung der weiten Tracheiden beginnt (vgl. Fig. 171). Entweder finden sich im Gefäßtheil des Gefäßbündels nur Tracheiden, oder es sind zwischen dieselben enge, dünnwandige, im Winter Stärke führende Zellen eingelagert (Pteris aquilina, Fig. 172). Der Gefäßtheil der concentrischen Bündel (Fig. 171) wird umgeben von dem Siebtheil, welcher außer den Siebröhren auch Parenchymzellen enthält. In Fig. 172 (Querschnitt von Pteris aquilina) folgt auf den Gefäßtheil nach außen zunächst eine Lage stärkeführender Parenchymzellen, dann die großen Siebröhren (*sp*), dann eine Zone von engen, dickwandigen Elementen, von denen es zweifelhaft ist, ob sie den Siebröhren zuzurechnen sind, oder eine eigenartige Zellenform darstellen, darauf wieder eine stärkeführende Parenchymschicht und endlich die Strangscheide (*sg*) oder Endodermis. Die letztere Zellschicht, welche das Gefäßbündel nach außen scharf abgrenzt, besteht aus abgeplatteten Zellen mit früh verkorkender, meist bräunlicher Membran, sie geht mit der darauf nach innen folgenden Parenchymschicht aus einer, später sich spaltenden Zelllage des Grundgewebes hervor. Die Siebröhren sind in kleineren

Gefäßbündeln oft nicht deutlich erkennbar, bei Pteris aquilina (Fig. 172) sind sie lang zugespitzt und auf den Seitenwänden mit Siebfeldern versehen. — Osmunda hat, wie erwähnt, collaterale Bündel, die auf dem Querschnitt ringförmig angeordnet und durch Parenchymlagen von einander getrennt sind. Die Siebtheile liegen nach außen, gegen die Peripherie hin und sind mit einander zu einer ringförmigen Zone vereinigt.

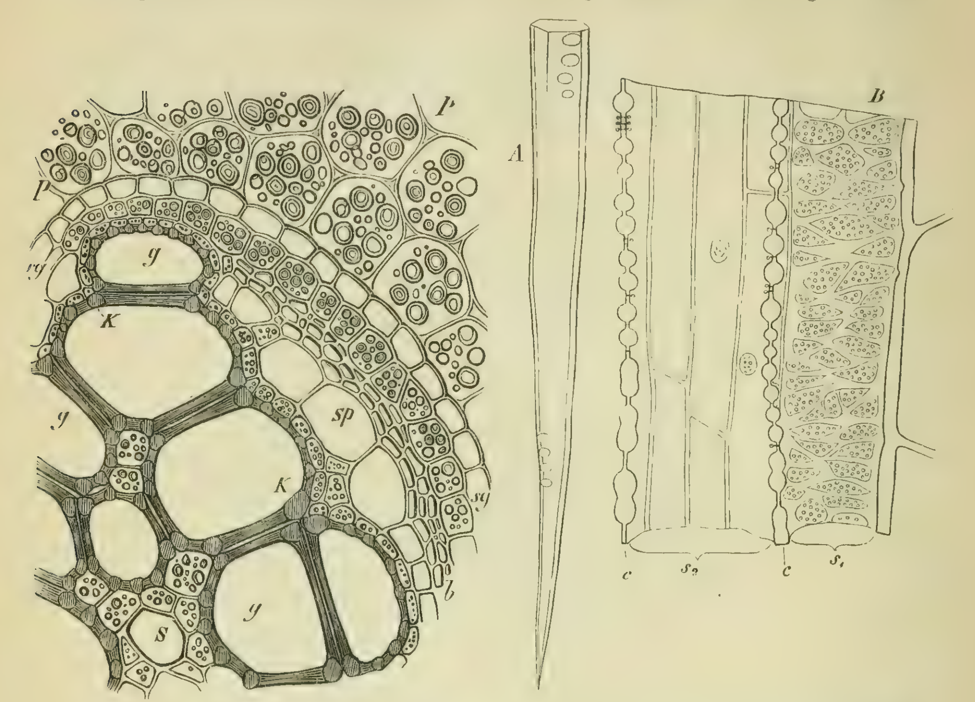


Fig. 172. Ein Viertel des Querschnitts eines Fibrovasalstranges im Stamm von Pteris aquilina mit dem benachbarten stärkeführenden Parenchym *PP*. — *sg* die Gefäßbündelscheide; *b* die Bastschicht, *sp* die großen Siebröhren; *gg* die weiten leiterförmig verdickten Gefäße; *S* ein Spiralgefäß, umgeben von stärkeführenden Zellen (300).

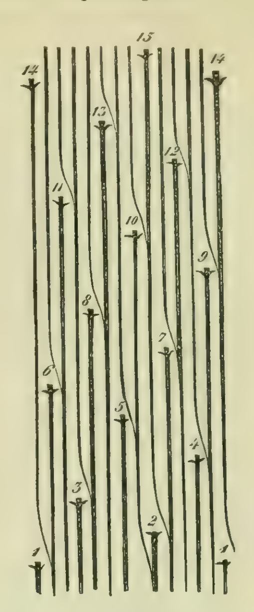
Fig. 173. Pteris aquilina. *A* Ende eines Siebröhrengliedes durch Maceration isolirt (142). *B* Stück eines Längsschnittes, s_1 und s_2 Siebröhren, ungefähr halbirt, s_1 grenzt rechts an Parenchymzellen, links an s_2, s_2 grenzt mit seiner ganzen, glattwandigen Hinterseite an Parenchym, in zwei der Zellen ist der Kern angedeutet, *cc* Querdurchschnitt der Siebtüpfel führenden Wände (375). (Aus de Bary vergl. Anatomie.)

In den Keimpflanzen aller Farne verlaufen einzelne axile Stränge, welche Sympodien von Blattspuren sind; das meist im Fuße des Embryos blind endigende erste Bündel biegt nach kurzem Verlauf durch den Stamm in das erste Blatt aus, von dieser Ausbiegungsstelle beginnt die Bildung eines ins zweite Blatt ausbiegenden Bündels u. s. w. Ein axiler Strang findet sich auch bei einer Anzahl von Farnen mit dünnen Stämmen so bei den Hymenophyllaceen, bei Gleichenia, Lygodium, Schizaeaarten u. s. w., ferner bei den heterosporen Filices Salvinia und Azolla. — Bei den Osmundaceen (Fig. 174—176) findet sich ein Gefäßbündelcylinder, der von einer sklerotischen Rinde umschlossen ist, durch welche die Gefäßbündel schräg aufwärts in die Blätter laufen, in jedes Blatt ein Bündel. Die zu den ersten Blättern der Keimpflanze gehenden Bündel vereinigen sich zu einem marklosen, axilen Strang, der sich allmählich zu dem das Mark umgebenden Bündelringe erweitert. Ein ähnlicher Vorgang findet nun bei den meisten Farnen statt: der ursprünglich in der Keimpflanze verlaufende axile Strang gestaltet sich zu einer Röhre, welche das Mark umgiebt und von einer parenchymatischen Rinde umgeben ist. An

jeder Blattinsertion hat die Röhre eine Lücke, die **Blattlücke**, von deren Rand die Bündel ins Blatt gehen, im Übrigen ist sie geschlossen oder netzförmig durchbrochen. In diesem einfachen Rohre kommen nun in einigen Fällen mark- und rindenständige Bündel hinzu oder es treten mehrere concentrische Rohre resp. Ringe auf.



Fig. 174.



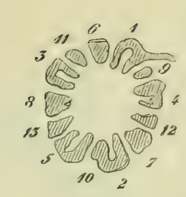


Fig. 175.

Fig. 176.

Fig. 174—176. Osmunda regalis. Fig. 174. Durchschnitt durch einen kräftigen Stamm, etwa 2mal vergr.: *i* unterstes Blattspurbündel, von ihm ein Wurzelbündel durch die Rinde abgehend. Fig. 175. Skizze des Bündelringes der vorigen Fig. stärker vergrößert: 1 unterstes, gerade an seiner Eintrittsstelle in den Ring durchschnittenes Spurbündel mit einem der zwei sich hier ansetzenden Wurzelbündel; 1—13 die im Querschnitt sichtbaren Spurbündel der 13 successiven Blätter (10 abnormer Weise mit 2 vereinigt). Fig. 176. Schema des Gefäßbündelverlaufs im Stamm in der eben gelegten Cylinderfläche bei 5/13 Blattstellung. Die Blattbündel an den Austrittsstellen nach der genetischen Reihenfolge numerirt, jedes neben der Austrittsstelle mit zwei durch kurze Querstriche angedeuteten Wurzelansätzen. An 2 und 10 die im Querschnitt angedeutete Anomalie. (Aus DE BARY vergl. Anatomie.)

Der einfachste Fall ist der, wo der ursprünglich axile Strang im erstarkenden Stamme sich zur Röhre erweitert, die größtentheils ringsum geschlossen ist und nur unter jeder Blattinsertion eine Blattlücke hat, durch welche das Markparenchym mit der Rinde in Verbindung steht, und von deren Rande ein oder mehrere Bündel in das Blatt abgehen, so z. B. die (heterosporen) Marsiliaarten, Pilularia globulifera etc.

Die meisten Farne mit aufsteigendem oder aufrechtem Rhizom oder Stamm unterscheiden sich nur dadurch von dem eben erwähnten Typus, dass die Blattlücken relativ groß, die Streifen des Bündelrohres relativ schmal sind. Hierher gehören zahlreiche Polypodiaceen von denen Aspidium filix mas als Beispiel dienen mag, ferner die später zu besprechenden Ophioglosseen. *E* in Fig. 158 zeigt das Bündelnetz mit den großen Blattlücken jenes älteren Stammes, jedes Blatt erhält von dem Rande seiner Lücke mehrere Bündel. Der Querschnitt (Fig. 177) zeigt die das Netz bildenden Bündel in einen Kreis geordnet und nach außen, in der Rinde die schräg in die Blatt-



Fig. 177. Aspidium filix mas. Querschnitt durch einen starken Stamm mit 8/21 Blattstellung. (Aus DE BARY vergl. Anatomie.)

basis steigenden Bündelchen. — Einfacher sind die Verhältnisse in der Keimpflanze: die Blattspuren sind hier im Stamme zuerst zu einem soliden axilen Bündel vereinigt, dann nimmt der Stamm an Dicke zu, und es beginnt die Bildung des netzförmigen Bündelrohres. Jedes Blatt der Pflanze erhält in diesem Stadium Ein Bündel aus dem untern Winkel der Blattlücke, im zweiten Jahre erhalten die Blätter vom Rande der Blattlücke dann mehrere Bündel, deren Zahl an erwachsenen kräftigen Stämmen auf sieben steigt. — Bei horizontal wachsenden Stämmen mit zweizeiliger Beblätterung finden sich



Fig. 178. Aspidium cariaceum, Rhizom, schwach vergr. *A* Bündelsystem in der eben gelegten Cylinderfläche; *B* Querschnitt, *o* Oberstrang, *u* Unterstrang, beide im Querschnitt durch größere Breite hervortretend. (Nach METTENIUS.)

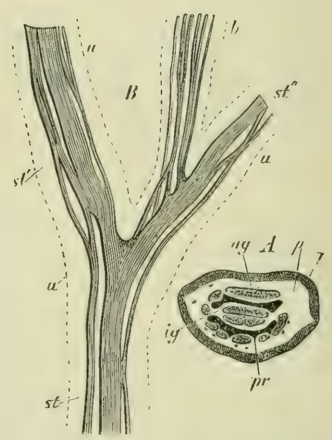


Fig. 179. Pteris aquilina: *A* Querschnitt des Stammes; *r* dessen braune Schale (Sklerenchymschicht unter der Epidermis); *p* farbloses weiches Parenchym des Grundgewebes; *pr* braune Sklerenchymschichten des Grundgewebes; *ig* innere Gefäßbündel (Ober- und Unterstrang); *og* oberer breiter Hauptstrang der äußeren Bündel. — *B* der frei präparirte Oberstrang des Stammes *st* und seiner Gabeläste *st'* und *st''*; *b* Stränge des Blattstiels; *a a* Umriss der Stammtheile (natürl. Gr.).

auf den Flanken (rechts und links) alternirende Blattlücken. Ein Querschnitt zeigt einen Kreis von Bündeln, unter denen ein längs der Ober- (Rücken-) und ein längs der Unter- (Bauch-) Seite verlaufendes besonders entwickelt sind, die als Ober- und Unterstrang bezeichnet werden. —

Mehrere concentrische Bündelringe finden sich bei einer Anzahl vielzeilig beblätterter Farnstämme: Pteris, — Saccoloma-Arten, Marattiaceen, Ceratopteris. Dahin gehört auch Pteris aquilina. Es findet sich in dem unterirdischen Stamm ein Ober- und ein Unterstrang (die beiden mittleren langgezogenen, in Fig. 179 mit *ig* bezeichnet), und dieses Bündelrohr wird verstärkt durch ein reichgegliedertes rindenständiges Bündel-

system (*ag* Fig. 179). Die Keimpflanze hat bis zur Ausbildung des 7. und 9. Blattes ein axiles (vgl. oben) halbmondförmiges Gefäßbündel, dann gabelt sich der Stamm. In den Gabelästen, die an Dicke zunehmen, ändert sich der Gefäßbündelverlauf. Das axile Bündel wird in ein oberes und ein unteres getrennt, so kommen der Oberstrang und Unterstrang zu Stande, die sich ab und zu in dünnere, bald wieder vereinigte Gabeläste spalten (vgl. Fig. 179, *B st, st,,*). Wenn die Länge der Gabeläste etwa 6 cm, ihre Dicke etwa 4 mm erreicht hat, zweigen sich von den beiden Strängen schwächere ab, um nahe

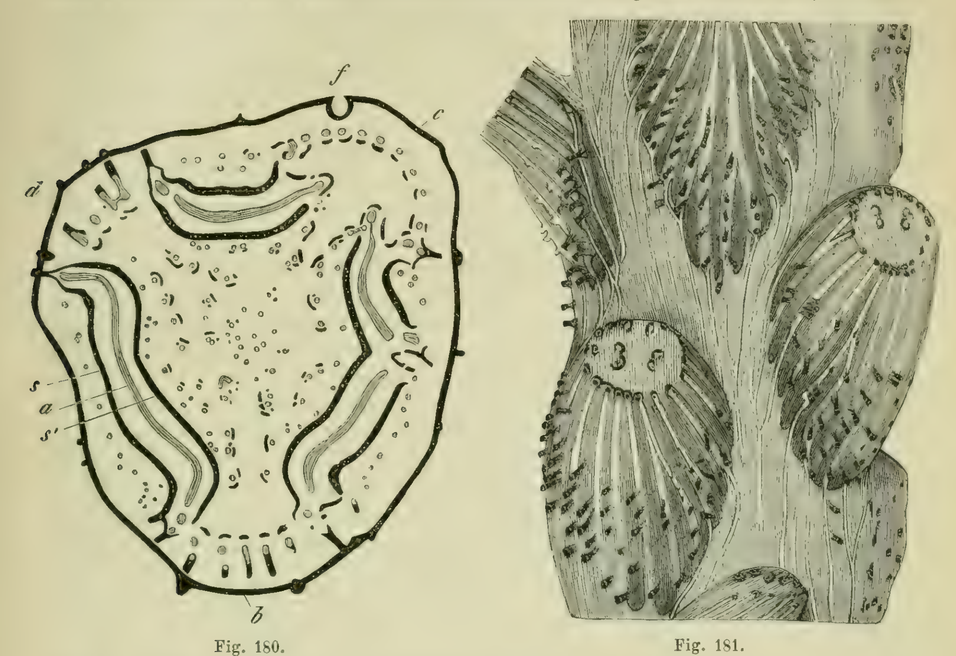


Fig. 180. Fig. 181.

Fig. 180. Cyathea Imrayana; Querschnitt durch den lebenden Stamm, nat. Größe. Alle ganz schwarzen Streifen und Punkte sind Sklerenchym- alle blasseren Gefäßbündelquerschnitte. In und an den Blattstücken zumal *a* und *b* Wurzelbündel in die Peripherie gehend. *f* Grübchen der Blattbasis. *a* Gefäßbündel des Hauptrohres, *s* äußere, *s'* innere Platte seiner Sklerenchymscheide. Innen von *s'* das Mark mit seinen, außen von *s* die Rinde mit ihren Bündelchen. (Aus de Bary vergl. Anat.)

Fig. 181. Stück eines lebenden Stammes desselben Farn mit vier Blattstielbasen, nach Abschälung der äußeren Rindenschichten von außen gesehen. Die Ränder von 4 Blattlücken, die von ihnen entspringenden, in die Blätter gehenden Bündel mit den daran sitzenden (schwarzen) Wurzelanlagen und die in der Rinde absteigenden Bündelchen sind frei gelegt, letztere und die Wurzeln ganz frei, die übrigen noch von wenigem durchsichtigen Parenchym bedeckt, durch welches sie klar sichtbar und alle Theile in ihrer natürlichen Lage zusammen gehalten sind. — Natürl. Größe. (Aus de Bary vergl. Anat.)

der Oberfläche in der Rinde zu verlaufen, wo sie ein peripherisches lang- und schmalmaschiges Netz bilden, in welchem der obere mittlere Strang (*ag* Fig. 178 *A*) durch seine Größe ausgezeichnet ist. Die Struktur behält das erwachsene Rhizom bei, das peripherische Bündelnetz ist in demselben von dem aus Ober- und Unterstrang gebildeten Rohr getrennt durch zwei starke, braune Sklerenchymplatten (*pr* Fig. 178). Von beiden Bündelnetzen treten Zweige in die Äste und Blätter, Wurzeln entspringen nur von den äußern.

Als Beispiel für das Vorkommen mark- und rindenständiger Bündel neben dem einfachen Bündelrohr mag Fig. 180 und 181 von Cyathea Imrayana dienen. Die rindenständigen Bündel entspringen von den ins Blatt gehenden Bündeln, die markständigen gehen von den Blattlücken aus.

b) Systematische Übersicht der homosporen Farne.

1) Hymenophylleen. Die Sporangien haben einen schiefen oder querliegenden, vollständigen Ring, springen daher mit einem Längsriss auf und entstehen auf einer über

den Blattrand hinausragenden Verlängerung der fertilen Nerven (der Columella = Placenta), welche von einem becherförmigen Indusium umgeben ist. — Das Mesophyll der Blätter besteht meist aus einer einzigen Zellenschicht und ist dann selbstredend frei von Spaltöffnungen, die aber bei Loxosoma[1]) auf dem mehrschichtigen Blatt sich finden. — Der häufig kriechende Stamm ist meist sehr dünn und mit einem axilen Fibrovasalstrange versehen. — Ächte Wurzeln treten nicht bei allen Arten auf; wo sie fehlen ist der Stamm selbst mit Wurzelhaaren bekleidet; als wurzellos wurden von METTENIUS eine große Zahl von Trichomanesarten erkannt, und in diesen Fällen nehmen die Verzweigungen des Stammes ein täuschend wurzelähnliches Aussehen an. Die Axen eilen der Entwicklung der Blätter weit voraus, gewöhnlich haben mehrere Internodien ihr Wachsthum völlig abgeschlossen, während die zugehörigen Blätter noch sehr klein sind; solche scheinbar (oder wirklich?) blattlose Sprosse verzweigen sich oft noch vielfach. — Auch die Gewebebildung dieser Familien zeigt viel Eigenthümliches, worüber METTENIUS (Hymenophyllaceae l. c.) nachzusehen ist. — Das fertile, über den Blattrand hinausragende Ende der Blattnerven (die Columella) verlängert sich durch intercalares Wachsthum, und dem entsprechend werden die neu hinzukommenden Sporangien in basipetaler Folge erzeugt; sie sind schraubenlinig an der Columella angeordnet. Die sitzenden Sporangien sind biconvex, mit der einen Convexität der Columella angeheftet; der beide Convexitäten trennende Ring ist meist schräg und theilt den Umfang in ungleiche Hälften, er springt wulstartig hervor; bei Loxosoma[1]) sind die Sporangien birnförmig und deutlich gestielt. Paraphysen kommen nur bei manchen Hymenophyllumarten vor.

2) Cyatheaceen. Die Sporangien mit vollständigem, schiefem, excentrischem Ring stehen kurz gestielt auf einem oft weit emporragenden Receptaculum (Placenta), einen meist dicht gedrängten Sorus bildend, dieser nackt oder von einem becherförmigen, zuweilen eine geschlossene Kapsel bildenden Indusium umgeben. Die Gattungen Cibotium, Balantium, Alsophila, Hemitelia, Cyathea erzeugen sogen. Baumfarne, senkrechte hohe, unverzweigte, mit Wurzeln oft dick überzogene Stämme, die oben eine Rosette meist feingefiederter großer Blätter tragen.

3) Polypodiaceen. Die Sporangien auf der Unterseite der meist unveränderten Blätter sehr zahlreich, mit einem vertikalen unvollständigen Ring und transversaler Dehiscenz. In der sehr artenreichen Familie unterscheidet METTENIUS folgende Abtheilungen.

a) Acrosticheen. Der Sorus bedeckt Mesophyll und Nerven der Unterseite oder beider Seiten oder sitzt auf einem verdickten Receptaculum, welches am Nerven hinläuft; ohne Indusium (Acrostichum, Polybotrya).

b) Polypodieen. Der Sorus occupirt entweder den Längslauf der Nerven oder besondere Anastomosen derselben oder den Rücken oder das verdickte Ende eines Nerven; der Sorus ist nackt, sehr selten mit seitlichem Indusium (Polypodium, Adiantum, Pteris).

c) Asplenieen. Sorus einseitig am Lauf der Nerven, durch ein seitliches Indusium gedeckt, selten ohne Indusium; oder der Sorus überschreitet an der Spitze den Rücken der Nerven und wird von einem diesem entspringenden Indusium bedeckt, oder der Sorus occupirt eigenthümliche Anastomosen der Nerven und ist einseitig mit einem an der Nervenseite freien Indusium bedeckt; Blattstiel nicht articulirt (Blechnum, Asplenium, Scolopendrium).

d) Aspideen. Der Sorus ist dorsal, mit Indusium, selten terminal und ohne Indusium (Aspidium, Phegopteris).

e) Davallieen. Sorus terminal oder gabelständig, mit Indusium oder an einem

---

1) Von dieser Gattung ist nur eine (neuseeländische) Art bekannt, die theilweise auch als Typus einer eigenen kleinen Familie aufgestellt wird.

intramarginalen anastomotischen Nervenbogen und mit einem am äußeren Rande freien, becherförmigen Indusium bedeckt (Davallia, Nephrolepis).

4) Gleicheniaceen. Die ungestielten Sporangien, meist zu 3 oder 4 zu einem Sorus ohne Indusium auf der Rückseite gewöhnlicher Blätter, mit einem vollständigen, die Mitte umlaufenden queren Ring und longitudinaler Dehiscenz. Stamm ein dünnes kriechendes Rhizom, Blätter mit eigenthümlicher Innovation der Blattspreite.

5) Osmundaceen. Bei Osmunda sind die Sporangienstände rispenförmige, mesophyllfreie Lacinien der Blätter; bei Todea sind die fertilen Blätter den sterilen ähnlich. Die kurzgestielten, unsymmetrisch rundlichen Sporangien tragen auf der einen Seite des Scheitels eine Gruppe eigenthümlich geformter Zellen und springen auf der anderen Seite longitudinal auf. Der sehr dicht bewurzelte kurze Stamm bildet eben solche Seitentriebe. Bemerkenswerth ist der oben geschilderte Bau des Stammes, dessen Gefäßbündelverlauf sich an den der Coniferen und Dicotylen anschließt.

6) Schizaeaceen. Außer bei Mohria, wo die Sporangien neben dem über sie zurückgeschlagenen Rande der Blattunterseite (das Indusium bildet hier die Fortsetzung des Blattrandes) sitzen, sind die die Sporangien tragenden Lacinien ähren- oder rispenförmig; bei Schizaea und Lygodium sitzen die Sporangien an der Unterseite sehr verschmälerter Lacinien zweireihig, jedes einzelne von Lygodium ist von einem taschenförmigen Indusium bedeckt; bei Aneimia bilden die beiden untersten Auszweigungen der Lamina langgestielte Rispen ohne Mesophyll, an deren letzten Zweigen die Sporangien aus Randzellen des Blattabschnittes in akropetaler Reihenfolge entstehen. Auch die Sporangien der übrigen Schizaeaceen gehen aus Randzellen hervor und erscheinen nachträglich auf die Blattunterseite verschoben. Schizaea hat bilaterale Sporen, die andern Gattungen kugeltetraëdrische. Die eiförmigen oder birnförmigen Sporangien sind sitzend, den Scheitel nimmt eine kappenförmige Zone eigenthümlich geformter Zellen ein; Dehiscenz longitudinal. Der Stamm scheint sich (außer bei Aneimia und Mohria) gelegentlich nicht zu verzweigen, ist sehr schwach entwickelt; Blattstiele nur von einem Strang durchzogen; Blätter von Lygodium einem schlingenden Stamme ähnlich.

B) Die heterosporen Filicineen (Hydropterides).

Die heterosporen Filicineen (früher unter dem höchst unpassenden Namen der Rhizokarpeen zusammengefasst) zerfallen in zwei Familien, von

---

1) Bischoff: Die Rhizokarpeen und Lycopodiaceen (Nürnberg 1828). — Hofmeister: Vgl. Unters. 1851, p. 103. — Derselbe: Über die Keimung der Salvinia natans (Abh. der königl. Sächs. Ges. d. Wiss. 1857, p. 665). — Pringsheim: Zur Morphologie der Salvinia natans (Jahrb. für wiss. Bot. III. 1863). — Hanstein: Befruchtung und Entwicklung der Gattung Marsilia (Jahrb. für wiss. Bot. IV, 1865). — Derselbe: Pilulariae globuliferae generatio cum Marsilia comparata (Bonn 1866). — Naegeli und Leitgeb: Über Entstehung und Wachsthum der Wurzeln bei den Gefäßkryptogamen (in Naegeli's Beitr. zur wiss. Bot. IV, 1867). — Millardet: Le prothallium mâle des Cryptogames vasculaires (Straßburg 1869). — A. Braun: Über Marsilia und Pilularia, Monatsber. der kgl. Akad. d. Wiss. Berlin 1870 und 1872. — Russow: Vergl. Unters. Petersburg 1872. — Strasburger: Über Azolla. Jena 1873. — Juranyi: Über die Entwicklung der Sporangien und Sporen von Salvinia natans. Berlin 1873. — Arcangeli, sulla Pilularia e la Salvinia (Nuovo Giornale Bot. Ital. Vol. VIII. 1876). — Leitgeb: Zur Embryologie der Farne (Akad. der Wiss. zu Wien 1878). — Prantl: Zur Entw.-Gesch. des Proth. von Salvinia natans (Bot. Zeit. 1879, pag. 425). — Sadebeck (Keimung von Marsilia-Mikrosporen) a. a. O.

denen die eine, die der Salviniaceen sich den homosporen Farnen direkt anschließt, während die zweite, die der Marsiliaceen, einen eigenartigen, durch die Bildung ihrer »Sporenfrüchte« charakterisirten Typus darstellt. Trotzdem die beiden Familien also solche sind, die aus verschiedenen homosporen Farn-Stammarten hervorgegangen sind, sollen sie, der vielen gemeinsamen Züge in ihrer Entwicklung wegen hier doch eine gemeinschaftliche Darstellung erfahren.

1) Die geschlechtliche Generation der heterosporen Farne entwickelt sich aus zweierlei Sporen: die kleinen Sporen erzeugen nur

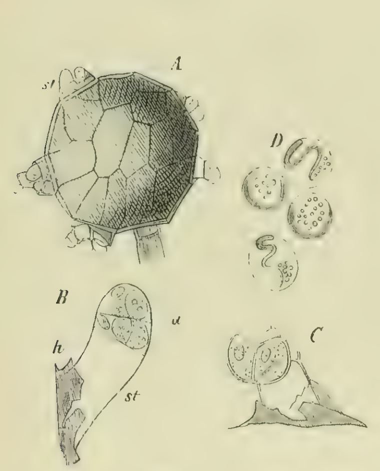


Fig. 182. Salvinia natans: *A* ein ganzes Mikrosporangium mit durchbrechenden Mikrosporenschläuchen *st*, etwa 100mal vergr. — *B* einer dieser Schläuche *st* aus der Mikrosporangienhülle *h* hervortretend, ungefähr 200 mal vergrößert; *a* das Antheridium noch geschlossen. — *C* Schlauch mit entleertem Antheridium. — *D* Spermatozoiden (500) (nach PRINGSHEIM).

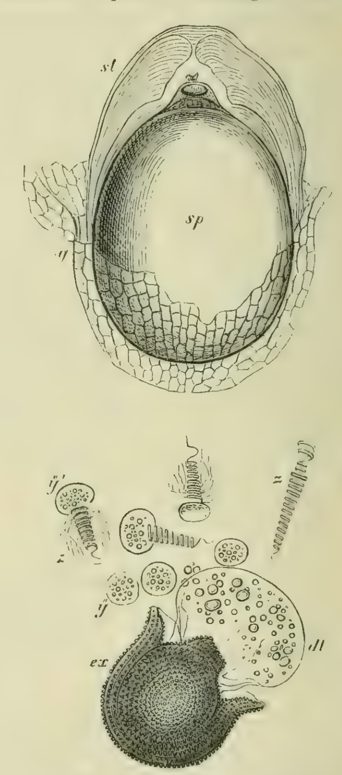


Fig. 183. Marsilia salvatrix; die obere Figur: Makrospore *sp* mit ihrer Schleimhülle *sl* und der im Trichter derselben emporragenden Scheitelpapille, in dieser ein breiter gelblicher Tropfen; *sg* die zerrissene Wand des Makrosporangiums (Vergr. etwa 300mal). — Untere Figur: geplatzte Mikrospore nach Entleerung der Spermatozoiden; *ex* das Episporium, *dl* das ausgetretene Endosporium, Körnchen enthaltend, *zz* die schraubigen Körper der Spermatozoiden, *yy* deren Blasen mit Stärkekörnern. Die Gallerthülle der Mikrospore ist nicht mehr vorhanden, ihr Exosporium zeigt nicht die hier fälschlicher Weise angedeutete Anordnung der Protuberanzen (550).

Spermatozoiden, sind also männlichen Geschlechts, die großen, welche jene an Masse um das Mehrhundertfache übertreffen, erzeugen ein kleines Prothallium, welches sich von ihnen niemals trennt und ein oder mehrere Archegonien bildet, die Makrosporen können daher selbst als weiblich bezeichnet werden.

Die Mikrosporen erzeugen ein sehr rudimentäres Prothallium und ein

Antheridium. Bei Salvinia liegen sie in einer das ganze Mikrosporangium erfüllenden Masse körnigen, schaumigen, verhärteten Schleims eingebettet und werden nicht entleert; jede von ihnen treibt aber aus ihrem Endosporium einen Schlauch, der den Schleim und die Wandung des Sporangiums durchbohrt und an seinem gekrümmten Ende eine Querwand bildet (Fig. 182 *A* und *B*); die so erzeugte Endzelle des Schlauchs theilt sich durch eine schiefe Wand, und stellt das Antheridium dar, während die untere Zelle (*st* Fig. 182) als das auf eine Zelle reducirte Prothallium anzusehen ist[1]. In den beiden Zellen des Antheridiums zieht sich das Plasma zusammen und zerfällt durch wiederholte Zweitheilung in vier rundliche Primordialzellen, deren jede ein Spermatozoid bildet; außerdem bleibt in jeder der beiden Zellen ein kleiner Theil des Inhalts träge liegen. Durch Querrisse werden die Antheridiumzellen geöffnet, sie klappen auf und entlassen ihre Spermatozoiden. Der schraubiggewundene Körper des Spermatozoids liegt in (?) einem Bläschen, welches er, nach Pringsheim, selbst während des Schwärmens nicht verlässt, später aber jedenfalls verliert.

Ein ganz ähnlicher Vorgang findet sich bei den Marsiliaceen (Marsilia und Pilularia). Auch hier zerfällt die Mikrospore in drei Zellen, von denen eine sehr klein ist und das Prothallium darstellt, während die beiden andern zusammen das Antheridium bilden; der ganze Complex bleibt aber bis zur Spermatozoidbildung in der Mikrospore eingeschlossen, und die Mikrosporen selbst sind hier frei, nicht wie bei den Salviniaceen noch vom Mikrosporangium umhüllt. Der Protoplasmainhalt der beiden Antheridienzellen theilt sich (durch wiederholte Zweitheilung) in je 16 Spermatozoidmutterzellen. Die Spermatozoiden entstehen jedenfalls ähnlich wie bei den Farnen d. h. der Hauptsache nach aus dem Kern der Mutterzellen. Der nicht zu ihrer Bildung verwendete Theil derselben stellt bei dem Austritt der Spermatozoiden eine Blase dar, die aus dem nicht verwendeten Protoplasma und darin liegenden Stärkekörnchen besteht. Bei Pilularia, wo das Spermatozoid ein 4—5 mal gewundener Faden ist, bleibt diese Blase in der Mutterzelle stecken, bei Marsilia dagegen adhärirt sie den hinteren Windungen des 12—13 mal korkzieherartig gewundenen Spermatozoids, und wird bei dessen schwärmender Bewegung oft längere Zeit mitgeschleppt, um aber endlich abgestreift zu werden. — Sind die Spermatozoiden in ihren Mutterzellen gebildet, so wird das Exosporium am Scheitel zersprengt, das Endospor quillt als hyaline Blase hervor, die endlich zerreißend die Spermatozoiden entlässt (Fig. 183 unten).

Die Entwicklung der weiblichen Prothallien in den Makrosporen verläuft am einfachsten bei den Marsiliaceen. Die annähernd eiförmigen

1) Auch bei homosporen Farnen findet man oft in der Entwicklung zurückgebliebene, wenig zellige (aus einem Zellfaden bestehende) Prothallien mit Antheridien.

2) Vgl. Arcangeli a. a. O.

Makrosporen haben am Scheitel eine rundliche Papille. Der linsenförmige Raum innerhalb derselben wird von feinkörnigem Plasma erfüllt, während der untere, bei weitem größere Theil der Makrospore hauptsächlich große Stärkekörner, außerdem Fetttropfen, Eiweißkörper etc. enthält. Bei der Keimung bildet sich eine Membran um die in der Scheitelpapille befindliche linsenförmige Plasmamasse. Durch Theilung [1]) derselben entsteht eine untere und eine obere Zelllage, die mittlere Zelle der oberen ist die Mutterzelle des Archegoniums, das sich wie bei den homosporen Farnen entwickelt. Das Prothallium besitzt Chlorophyll, welches sich nach Arcangeli auch bei im Dunkeln gehaltenen Makrosporen bildet. Später erscheint das Archegonium dem Prothallium ganz eingesenkt, so dass das Prothallium bei Marsilia scheinbar einen Theil des Archegonienbauches bildet (vgl. Fig. 185). Die im untern größeren nicht zur Bildung des Prothalliums verwendeten Theile der Makrospore aufgespeicherten Reservestoffe werden später vom Prothallium aufgezehrt.

Dass aber das Prothallium als solches doch vorhanden und nicht ganz in der Bildung des Archegoniums aufgegangen ist, zeigt neben der Entwicklungsgeschichte schon die Thatsache, dass, wenn das einzige, hier vorhandene Archegonium unbefruchtet bleibt, das Prothallium weiterwächst und zu einem relativ umfangreichen, mit Chlorophyll versehenen Körper wird, an dem auch Wurzelhaare auftreten. Durch das weitere Wachsthum des Prothalliums werden die Hautschichten der Papille oben zerrissen, der Rücken des Prothalliums tritt hervor in den Raum, den die dicken äußeren Hautschichten der Makrospore hier frei lassen (den Trichter), und später wölbt sich die das Prothallium gegen den übrigen Theil der Makrospore abschließende Wand (Diaphragma) convex nach außen, wodurch das Prothallium noch weiter nach außen geschoben wird.

Auch bei Salvinia wird eine kleine meniskenförmige Zelle, aus der das Prothallium hervorgeht, von dem übrigen Sporenraum abgetrennt [2]). Es erreicht hier aber das Prothallium eine weit beträchtlichere Größe als das der beiden anderen genannten Gattungen, es ist chlorophyllreich und bildet mehrere, selbst zahlreiche Archegonien in bestimmter Stellung. Nachdem es die Häute der Papille durchbrochen hat, erscheint es zwischen den drei Lappen des Exosporiums von oben gesehen dreiseitig; eine dieser Seiten ist die Vorderseite, die beiden Hinterseiten treffen rückwärts in einem Winkel zusammen; eine Linie von hier aus zur Mitte der Vorderseite läuft über den sattelartig erhabenen Rücken des Prothalliums und wird als Mittellinie bezeichnet: die Vorderseite ragt höher empor als der

---

1) Nach Arcangeli a. a. O., Hanstein giebt für Marsilia eine etwa abweichende Darstellung.

2) Bezüglich der Weiterentwicklung vgl. Prantl, Zur Entwicklungsgeschichte des Prothalliums von Salvinia natans. Bot. Zeit. 1879, pag. 425.

Rücken, und da, wo sie mit den Hinterseiten zusammentrifft, wachsen die beiden Ecken später zu langen, flügelartig neben der Makrospore hinabhängenden Fortsätzen aus. Das erste Archegonium erscheint auf der Mittellinie des erhabenen Rückens unmittelbar hinter der fortwachsenden Vorderseite des Prothalliums; dann treten ohne Ausnahme noch zwei Archegonien rechts und links neben jenem auf, so dass sie in einer der Vorderseite (Scheitellinie) parallelen Querreihe stehen. Wird eins dieser Archegonien befruchtet, so hat es damit sein Bewenden, geschieht es nicht, so wächst das Prothallium an seiner Vorderseite weiter, und es werden noch 1—3 neue Querreihen von Archegonien erzeugt, deren jede 3—7 Archegonien



Fig. 184. Salvinia natans nach PRINGSHEIM: *A* Längsschnitt durch Makrospore, Prothallium und Embryo in der Mittellinie des Prothalliums geführt (ungef. 70mal vergr.): *a* Zellschicht des Sporangiums, *b* Episporium, aus verhärtetem Schleim gebildet, *c* Sporenhaut, *e* deren Fortsetzung, *d* das oben erwähnte Diaphragma, welches das Prothallium vom Sporenraum trennt; *pr* Prothallium, bereits vom Embryo durchbrochen; *I, II* die beiden ersten Blätter desselben, *v* dessen Stammscheitel; *s* das Schildchen (Cotyledon). — *B* eine ältere Keimpflanze mit der Spore *sp*, dem Prothallium *pr* (20mal vergr.): *a* das Stielchen, *b* Schildchen, *I, II* erstes und zweites einzelnes Blatt, *L, L'* Luftblätter des ersten Quirls, *w* dessen Wasserblatt.

enthalten kann. Die längliche Eizelle jedes Archegoniums liegt schief im Gewebe des Prothalliums, so zwar, dass ihr äußeres (Hals-) Ende nach hinten sieht, ihr inneres tieferes Ende der Vorderfläche zugekehrt ist; an dieser letzteren Stelle liegt später die Scheitelzelle des embryonalen Stammes. Die Archegonienentwicklung stimmt ganz mit der der homosporen Farne überein; die Halskanalzelle wurde hier von PRINGSHEIM zuerst aufgefunden. Das Prothallium der zweiten Salviniaceengattung, Azolla[1]), besitzt meist nur Ein Archegonium und bildet weitere nur dann, wenn das erste nicht befruchtet wird.

Das Prothallium von Marsilia und Pilularia tritt als halbkugeliger Ge-

1) Vgl. BERGGREN, Om Azollas prothallium och embryo (Lunds Univ.-Arsskrift T. XVI, Referat in Bot. Ztg. 1881 pag. 565).

webekörper aus der Scheitelpapille der Makrospore hervor, nachdem er die Sporenhäute an dieser Stelle zerrissen (Fig. 186 *A*, *B*) hat, und bleibt in der Tiefe des von den äußeren Hautschichten der Makrospore gebildeten Trichters verborgen. Die Centralzelle des Archegoniums, welches von dem hier einschichtigen Prothallium umgeben ist (Fig. 186), ist auch hier von vier kreuzweise gestellten Zellen bedeckt, die zugleich den Scheitel des ganzen Prothalliums darstellen; durch einen ähnlichen Vorgang wie bei Salvinia bilden sie den Halstheil (der bei Marsilia nur wenig, bei Pilularia hoch emporragt) des Archegoniums; über der Centralzelle, deren Protoplasma sich contrahirt, wird nach HANSTEIN auch hier eine kleine, zwischen die Schlusszellen sich eindrängende Halskanalzelle sichtbar, die sich ähnlich wie bei Salvinia verhält. Die Bauchkanalzelle wird als sehr kleiner Protoplasmaklumpen von dem großen Protoplasmakörper der Centralzelle abgesondert, der sich zur Eizelle abrundet. Nach der Befruchtung verdoppelt sich die die Centralzelle umgebende Gewebeschicht, es entstehen einige Chlorophyllkörnchen in derselben, und die äußeren Zellen wachsen bei Marsilia salvatrix (Fig. 187) zu langen Wurzelhaaren aus, die zumal dann stark wuchern, wenn keine Befruchtung erfolgt. Zur Zeit der Empfängniss sammeln sich die Spermatozoiden bei Marsilia salvatrix in großer Zahl in dem Trichter über dem Prothallium und dringen in den Archegoniumhals ein.

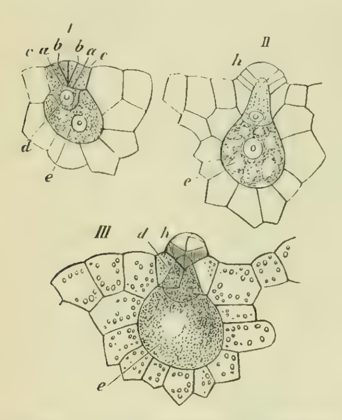


Fig. 185. Archegonienentwicklung von Salvinia natans nach PRINGSHEIM (150). 1. Ein junges Archegonium *a*, *b*, *c* die Theilungen in den Halszellen, *d* Anlage der Halskanalzelle, *e* Eizelle, von welcher später die (hier nicht gezeichnete) Bauchkanalzelle abgetrennt wird. — Da die Theilungen der Halszellen (durch die Wände *a*, *b*, *c*) schon zu einer Zeit erfolgen, wo der Hals noch kaum über das Prothallium hervorgewölbt ist, so erscheinen diese Wände als geneigte. Bei den Farnen erfolgen diese Theilungen der Halszellen erst nach deren Hervorwölbung.

2) Entwicklung der zweiten, ungeschlechtlichen Generation. Die Zellfolge sowohl als die Art und Weise der Organanlage im Embryo stimmt vollständig überein mit den entsprechenden oben geschilderten Vorgängen bei den homosporen Farnen. Es zerfällt also die befruchtete Eizelle[1]) durch die Basal-, Transversal- und Medianwand in acht Octanten, von denen einer, auf der dem Archegonium-

1) Die Makrosporen schwimmen im Wasser so, dass ihre Längsaxe annähernd horizontal gerichtet ist. Da die Basalwand annähernd in die Archegonienaxe fällt, so steht sie also ebenfalls annähernd horizontal und theilt den Embryo in eine obere Hälfte (die epibasale), aus der Stamm- und ein resp. zwei Cotyledonen hervorgehen, und eine untere, die Fuß und Wurzel liefert. Die Fig. 187 zeigt also nicht etwa zugleich auch die Lage der Makrospore, sondern man hat sich dieselbe nach links horizontal gelegt zu denken, so dass die Wurzeln und die Wurzelhaare (*w h*) des Prothalliums nach unten sehen.

hals abgekehrten Seite, die Stammanlage, ein dem Archegonienhals zugekehrter die Wurzelanlage (die bei der völlig wurzellosen Salvinia ganz fehlt) liefert, zwei den Fuß, und zwei den Cotyledon. Bei Marsilia findet sich ein zweiter Cotyledon, der von dem bei den homosporen Farnen nicht zu Organbildung verwendeten vierten Octanten der epibasalen Hälfte des Embryo gebildet wird. Und ebenso besitzt Azolla nach BERGGREN einen zweiten Cotyledon, der auch hier aus dem vierten Octanten

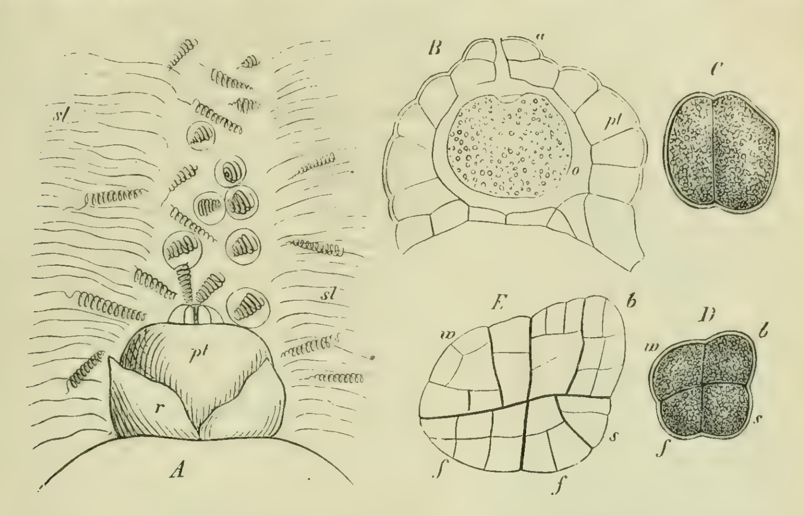


Fig. 186. Marsilia salvatrix: *A* das Prothallium *pt*, aus zerrissenen Hauttheilen *r* der Spore hervorragend, *sl* den Trichter bildende Schleimschichten mit zahlreichen Spermatozoiden. — *B*—*E* nach HANSTEIN: *B* senkrechter Durchschnitt eines Prothalliums *pt* mit dem Archegonium *a* und der Eizelle *o*; *C*, *D*, *E* junge Embryonen: *s* Stammscheitel, *b* Cotyledon, *w* Wurzel, *f* Fuß.

der epibasalen Hälfte hervorgeht, während von den drei anderen der eine die Stammanlage, die beiden letzten den Cotyledon (bei den Salviniaceen vielfach als Schildchen, Scutellum bezeichnet) bilden.

Das weitere Wachsthum der in ihrem Habitus sonst sehr verschiedenen Gattungen, stimmt zunächst darin überein, dass der Wuchs ein entschieden dorsiventraler ist. Im Unterschied gegen die Muscineen und Equiseten, aber übereinstimmend mit vielen homosporen Farnen, wird bei den heterosporen Filicineen nicht aus jedem Stammsegment ein Blatt erzeugt, es bleiben vielmehr bestimmte Segmente steril, die dann zur Bildung der Internodien verwendet werden. Die Blätter wachsen wie die der Farne und Ophioglosseen basifugal und besitzen eine Scheitelzelle, die zweireihig alternirende Segmente bildet. — Bevor die Entwicklung einen constanten Verlauf annimmt, findet eine Erstarkung der Keimpflanze statt, die sich in der Vergrößerung der Blätter und Vervollkommnung ihrer Formen, sowie in einer Aenderung der Stellungsverhältnisse ausspricht; um dies jedoch klar zu machen, ist es nöthig, die Salviniaceen einerseits und die Marsiliaceen (Marsilia und Pilularia) andrerseits gesondert zu betrachten.

Der Embryo von Salvinia besitzt dem Obigen zu Folge wie der aller Filicineen anfangs eine dreiseitige Scheitelzelle, deren Segmentirung aber bald in die einer zweischneidigen übergeht. Die Segmente liegen gleich anfangs rechts und links, wie beim erwachsenen Stämmchen (Leitgeb). Das erste Blatt, der Cotyledon, wird auch als Schildchen bezeichnet, er ist median dorsal gestellt, darauf folgt dann noch ein zweites und drittes einzeln stehendes Luftblatt, bevor endlich die definitive Quirlstellung der Blätter am vierten Knoten eintritt; jeder Blattquirl besteht fortan aus einem auf der Bauchseite (rechts oder links) entspringenden Wasserblatt, welches alsbald sich verzweigend einen Büschel langer, in das Wasser hinabhängender Fäden darstellt, während zwei andere Blätter mit ganzer flacher Spreite auf dem Rücken entspringen und nur mit ihrer Unterseite das Wasser berühren (Fig. 194). Diese dreigliedrigen Blattquirle alterniren und bilden somit zwei Reihen ventraler Wasserblätter und vier Reihen dorsaler Luftblätter; ihre Altersfolge im Quirl und die Stellung der (unter sich antidromen) Quirle ist in Fig. 188 angedeutet. Der Knoten des Stammes, welcher einen Blattquirl erzeugt, wird, wie Pringsheim zeigte, von einer Querscheibe des langen Vegetationskegels gebildet, welche ihrer Länge (Höhe) nach einem halben Segment entspricht, während jedes Internodium eine ganze Segmenthöhe einnimmt. Eine Knotenscheibe sowohl wie jedes Internodium besteht aus verschieden alten Zellen der rechten und linken Segmentreihe (Fig. 189). In jedem Quirl ist das Wasserblatt das älteste, das ihm fernere Luftblatt das zweite, das nähere Luftblatt das zunächst entstehende. Jedes Blatt entsteht aus einer Zelle von bestimmter Lage, die sich hervorwölbt (Fig. 189 *B*, L_1, L_2) und als Scheitelzelle des Blattes nach zwei Seiten hin Segmente bildend fortwächst. — Auch bei der von Strasburger studirten Gattung Azolla bildet die Scheitelzelle des horizontal schwimmenden, am Gipfel aber aufwärts gekrümmten

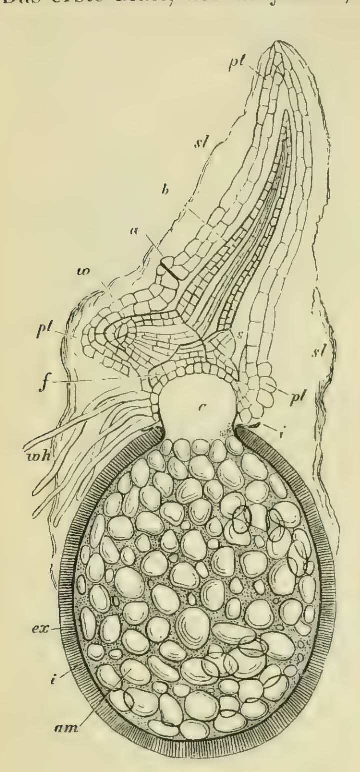


Fig. 187. Marsilia salvatrix, Längsdurchschnitt der Spore, des Prothalliums und des Embryos, ungef. 60mal vergr.: *am* Stärkekörner der Spore, *i* innere Sporenhaut, oben lappig zerrissen. *ex* das aus Prismen bestehende Episporium; *c* der Raum unter dem hinaufgewölbten Diaphragma, auf welchem die Basalschicht des Prothalliums sitzt; *pt* das Prothallium, *wh* dessen Wurzelhaare; *a* das Archegonium; *f* der Fuß des Embryos; *w* dessen Wurzel, *s* dessen Stammscheitel, *b* dessen erstes Blatt (Cotyledon), durch welches das Prothallium ausgedehnt wird; *sl* die Schleimhülle der Sporen, welche anfangs den Trichter über der Papille bildet und noch jetzt das Prothallium umhüllt; 50 Stunden nach der Aussaat der Sporenfrucht.

Stammes eine rechts und eine links liegende Reihe von Segmenten, deren jedes durch eine seitliche Längswand in eine Rücken- und eine Bauchhälfte zerfällt; jede Hälfte wird durch eine Querwand in einen akroskopen und einen basiskopen Theil geschieden, und jede dieser vier Zellen zerfällt wieder durch eine schief auf- oder abwärts geneigte Längswand in zwei Zellen. So setzt sich der Stamm (von den späteren Theilungen abgesehen) aus 8 Längsreihen von Zellen zusammen, die aus den zwei Segmentreihen entstehen; die zwei Rückenreihen bleiben steril und bilden weder Blätter noch Knospen; aus einer rechts und einer links liegenden Reihe der Rückenhälfte entstehen die beiden Blattreihen, aus den beiden benachbarten Zellreihen der Bauchhälfte des Stammes entspringen, vor oder hinter die Blätter gerückt, die Zweige des Stammes; und endlich bilden die zwei unteren Bauchreihen Wurzeln, deren jede neben (unter) einer Knospe entsteht und mit dreiseitiger Scheitelzelle

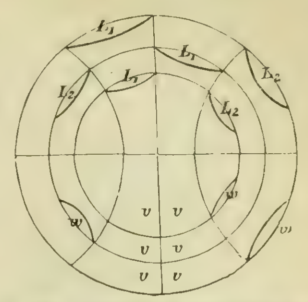


Fig. 188. Diagramm der Blattstellung von Salvinia natans (nach PRINGSHEIM); die mit vv bezeichnete Seite ist die Bauchseite. Je zwei Luftblätter und ein Wasserblatt (w) stehen auf gleicher Höhe am Stämmchen inserirt. Zuerst entsteht das Wasserblatt (w), darauf das Luftblatt L_1, zuletzt das Luftblatt L_2 u. s. w.

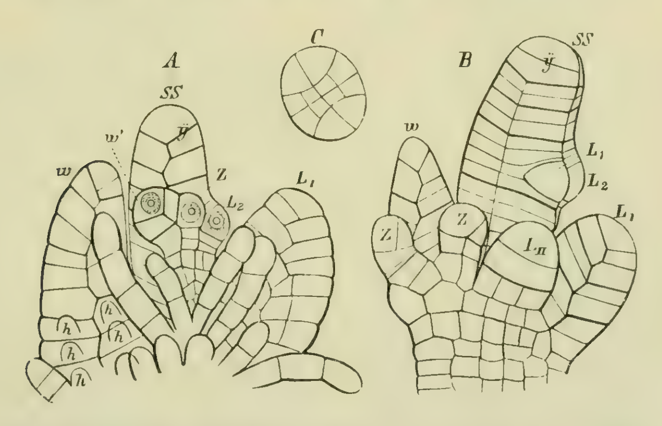


Fig. 189. Gipfel des horizontal schwimmenden Stammes von Salvinia nach PRINGSHEIM. — *A* Unter- oder Bauchseite, *B* linke Seite, *C* Querschnitt des langen Vegetationskegels. — *SS* Stammscheitelzelle, *y* letzte Theilungswand derselben; *w* Wasserblatt, *Z* dessen seitliche Zipfel; *L*, *L* die Luftblätter; *hh* die Haare.

fortwächst. Wenn man in unserer Fig. 188 die mit L_2 bezeichneten Blätter als die einzig vorhandenen betrachtet, so erhält man nahezu die Blattstellung der Azolla, der dorsiventrale Wuchs spricht sich auch hier dadurch aus, dass auf der Rücken-(Ober-)seite die Blätter, auf den Flanken die Seitenknospen und auf der Bauchseite die Wurzeln stehen. Die letzteren zeigen hier die interessante Eigenthümlichkeit, dass sie später

die Wurzelhaube abstreifen und so ganz den Wasserblättern von Salvinia gleichen[1]).

Bei Marsilia bleibt die dreireihige Segmentirung der Scheitelzelle auch bei der erwachsenen Pflanze erhalten, eine Segmentreihe kommt unten (ventral) zu liegen, während die beiden anderen Segmentreihen den Rücken des Stammes bilden. Die Bauchseite des Stammes bildet Wurzeln in streng

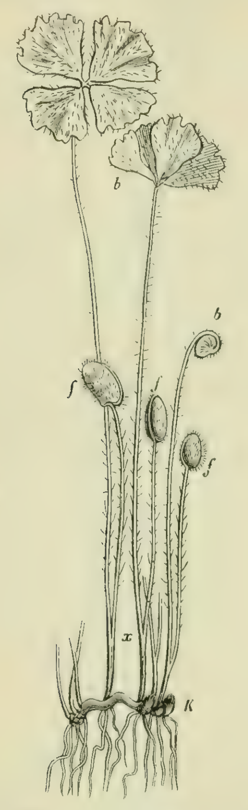


Fig. 190. Marsilia salvatrix, vorderer Theil des Stammes mit Blättern in 1/2 der natürl. Größe; *k* Endknospe, *b b* Blätter, *f f* die Sporenfrüchte, bei *z* aus den Blattstielen entspringend.

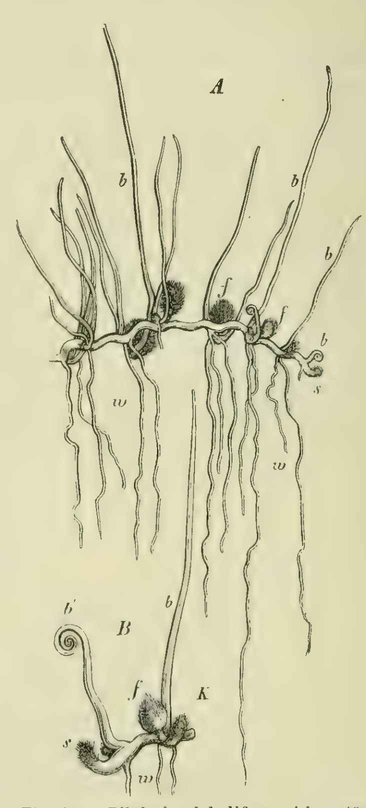


Fig. 191. Pilularia globulifera: *A* in natürlicher Gr., *B* Ende vergrößert; *s* die Endknospe des Stammes, *b b'* Blätter, *w* Wurzeln, *f* Früchte, *K* Seitenknospe.

akropetaler Folge, wie bei Azolla; die jüngsten derselben findet man nahe am Stammscheitel; auf der Rückenseite des Stammes entstehen die Blätter in zwei alternirenden Reihen, indem zugleich gewisse dorsale Segmente steril bleiben und zur Internodienbildung dienen. Auf das erste, spreitenlose, median gestellte Blatt des Embryos folgt in der nun eintretenden zweireihigen Anordnung eine Anzahl Jugendblätter mit kurzem Stiel und ganzer,

1) Westermaier und Ambronn: Eine biologische Eigenthümlichkeit der Azolla caroliniana. Verh. des bot. Ver. der Prov. Brandenb. 1880.

dann zwei-, dann viertheiliger Spreite, dann erst folgen normale Blätter mit langem Stiel und viertheiliger, anfangs eingerollter Spreite. — In den oben hervorgehobenen Verhältnissen stimmt Pilularia mit Marsilia nach Hanstein überein, doch sind hier sämmtliche Blätter (Fig. 191) lang, conisch, fadenförmig, anfangs nach vorn spiralig eingerollt.

Die Seitensprosse der Salviniaceen und Marsiliaceen stehen auf den Flanken des Stammes, was schon oben erwähnt wurde, und ein bei dorsiventralen Sprossen sehr häufiges Vorkommniss ist. Über einer Seitenknospe

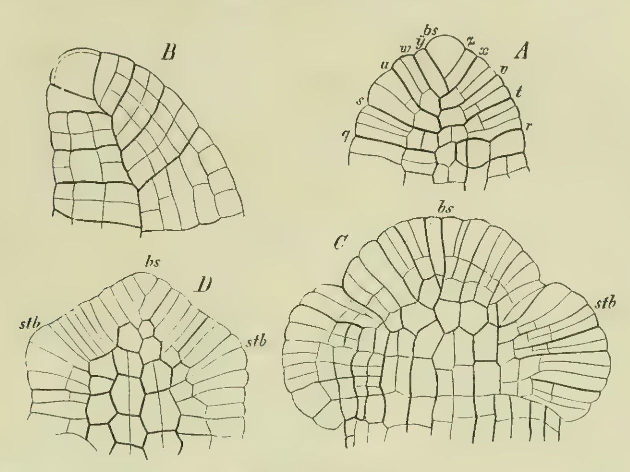


Fig. 192. Entwicklung des Blattes von Marsilia Drummondi nach Hanstein; *A*, *C*, *D* von der Innenfläche gesehen, *B* Längsdurchschnitt, senkrecht auf *A*, *bs* Blattscheitel, *q—s* Segmente der Scheitelzelle, *stb* die seitlichen Lappen der Lamina in frühester Jugend.

steht dann ein Blatt, die Verzweigung ist also keine axilläre. Die erste Anlage der Seitenknospen von Salvinia ist noch nicht ermittelt, allein es kann nach der Analogie mit Azolla wohl kaum zweifelhaft sein, dass sie wie dort aus Zellen der Stammoberfläche entspringen, die abwärts neben den Blattursprüngen, etwas vorwärts oder rückwärts von diesen liegen. Blattbürtige Adventivsprosse, wie sie bei homosporen Farnen so häufig sind, sind bei den heterosporen nicht bekannt.

Das Wachsthum der Wurzeln der Marsiliaceen und deren monopodiale Verzweigung stimmt mit der der Farne in allen wichtigeren Punkten überein. Dass von den Salviniaceen die Salvinia selbst völlig wurzellos ist, wurde schon erwähnt, dagegen auch hervorgehoben, dass Azolla neben den Zweigknospen aus den beiden Bauchzellreihen des Stammes Wurzeln erzeugt; während die Stammscheitelzelle dieser Pflanzen sich zweireihig segmentirt, ist die der Wurzel dagegen dreiseitig pyramidal, wie bei den Farnen und Equiseten. Aus den über der endogenen Mutterzelle der Azollawurzel liegenden Zellen des Stammes bildet sich nach Srasburger eine Wurzelscheide, welche die Wurzel mit ihr fortwachsend umhüllt; eine besondere Merkwürdigkeit liegt ferner darin, dass die Azollawurzel nur

eine einzige Wurzelkappenzelle bildet, aus welcher zwei Gewebeschichten hervorgehen, welche mit dem Wurzelkörper fortwachsend diesen allseitig vollständig umhüllen, später aber wird bei Azolla caroliniana die Wurzelhaube abgeworfen, die Wurzelspitze ist dann nackt.

D i e S p o r a n g i e n der heterosporen Farne sind in eigenthümliche, als Sporangienfrüchte bezeichnete Bildungen, die als Kapseln erscheinen, eingeschlossen. Die Salviniaceen schließen sich bezüglich dieser Bildungen unmittelbar an die Farne an, indem die Sporangienfrüchte hier nur durch eine eigenartige Entwicklung des I n d u s i u m s zu Stande kommen. Ihre Sporangien sind in einfächerige Fruchtkapseln eingeschlossen, welche zu zwei oder mehr an Blattzipfeln entstehen (Fig. 194 *A*, *B*); bei Salvinia sind es die basalen Zipfel der Wasserblätter, welche diese Kapsel tragen, bei Azolla ist es der äußere abwärts gekehrte Zipfel des tief zweitheiligen Blattes und zwar des ersten Blattes an jedem Spross, der die Früchte trägt. Der zu einer Frucht sich umwandelnde Blattzipfel wächst zunächst zum Receptaculum (Placenta, auch Columella genannt) aus, um an diesem die Sporangien hervorsprossen zu lassen, während von unten her aus der Basis des Receptaculums ein Ringwall (die Anlage des Indusiums) sich erhebt, der endlich, über dessen Scheitel hinauswachsend, sich dort schließt und so die Wand der Kapsel darstellt, in welcher der Sorus ganz eingeschlossen ist; die Salviniaceenfrucht gleicht daher dem Sorus der Hymenophyllaceen, nur mit dem Unterschied, dass dort die Hülle becherartig offen bleibt, hier aber wie bei Cyathea sich über dem Sorus völlig schließt. Die Salviniaceenfrucht ist also ein Sorus, dessen ihn ganz umhüllendes Indusium viel kräftiger ausgebildet ist, als bei den homosporen Farnen, auch aus zwei Zellenschichten besteht, deren Wände bei Azolla am obern Theil verholzen. — Jeder Sorus (Frucht) erzeugt entweder nur Mikro- oder Makrosporangien, beiderlei Früchte sind aber auf derselben Pflanze, sogar auf demselben Fruchtblatt vorhanden, die Pflanze also monöcisch. Die Mikrosporangien entstehen bei Azolla wie bei Salvinia in einer Frucht in großer Zahl; die Makrosporangien werden bei Salvinia zu mehreren, bei Azolla nur zu je

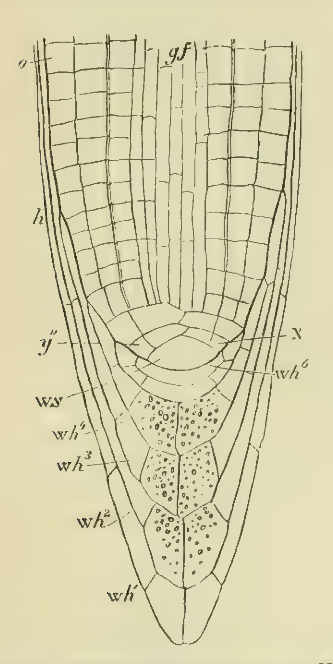


Fig. 193. Längsschnitt einer Wurzel von Marsilia salvatrix. *ws* Scheitelzelle, wh^1, wh^2 die erste, wh^3, wh^4 die zweite, wh^6 die dritte Wurzelkappe, jede Kappe ist zweischichtig geworden. *x y* die jüngsten Segmente des Wurzelkörpers, *o* Epidermis, *gf* Gefäßbündel, *h* die am weitesten zurückreichenden Theile der Wurzelhaube.

einem in einer Fruchthülle (Indusium) erzeugt. Innerhalb eines Mikrosporangiums kommen alle aus den (16) Mutterzellen hervorgehenden Sporen zur Ausbildung, während innerhalb eines Makrosporangiums nur eine von den (4×16) Sporen zur Reife gelangt, so dass bei Azolla, wo, wie erwähnt, nur ein Makrosporangium in einer Frucht vorhanden ist, dieses also nur eine Makrospore enthält, welche vor der Reife von der Fruchthülle und

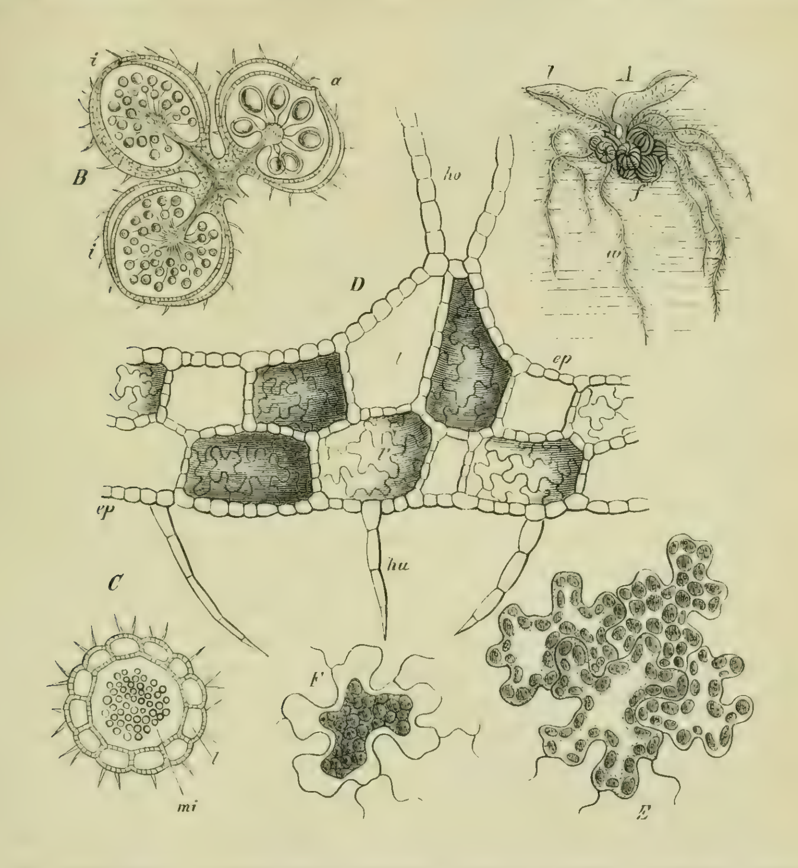


Fig. 194. Salvinia natans; *A* Querabschnitt des Stammes, einen Quirl tragend, *l* Luftblätter, *w* Wasserblatt, mit mehreren Zipfeln, *f* Früchte an diesen (nat. Gr.); *B* Längsschnitt durch drei fruchtbare Zipfel eines Wasserblattes, *a* eine Frucht mit Makrosporangien, *i i* zwei solche mit Mikrosporangien; *C* Querschnitt einer Frucht mit Mikrosporangien *mi*; *D* Querschnitt des Luftblattes, *hu* Haare der Unterseite, *ho* solche der Oberseite; *ep* die Epidermis, *l* Luftlücken, die dunklen zeigen die senkrechten Gewebewände im Hintergrunde (*B—C* 10mal vergr.); *E* Zellen einer Gewebelamelle im Blatt, *F* eine solche nach Contraktion des Inhalts in Glycerin.

innerhalb dieser von der (später schwindenden?) Sporangienwand umgeben ist.

Die Sporangien sind langgestielte Kapseln mit (im reifen Zustand) einschichtiger Wand; die Makrosporangien sind kurz gestielt. Die Entstehung der Sporangien ist von Juranyi beobachtet worden. Das »Receptaculum« ist mit einer Schicht radial gestreckter Zellen überzogen, welche zunächst

papillenförmig auswachsen und so je eine Sporangiumanlage bilden: die Papille zerfällt durch eine Querwand in eine untere und eine obere Zelle, die untere erzeugt unter wiederholten Quertheilungen den langen, gegliederten Stiel, der nur bei den Makrosporangien später durch Längstheilungen mehrreihig wird; die obere Zelle schwillt später halbkugelig an und erzeugt den Körper des Sporangiums, indem darin Zelltheilungen, ganz ähnlich wie bei den Polypodiaceen (Fig. 165) stattfinden; es wird so eine einschichtige Wand gebildet, innerhalb welcher eine protoplasmareiche Zellschicht das tetraedrische Archespor umgiebt; während diese durch wiederholte Zweitheilungen die 16 Sporenmutterzellen bildet, zerfällt die sie umgebende Schicht in zwei Lagen Tapetenzellen. Die 16 Sporenmutterzellen zerfallen in je vier tetraedrisch gelagerte junge Sporenzellen. Bis hierher sind die Vorgänge in den Mikro- und Makrosporangien dieselben. In den Mikrosporangien bilden sich alle 4×16 Sporen aus, sie trennen sich von einander und vertheilen sich ohne Ordnung in dem Raum des Sporangiums, während die Tapetenzellen sich desorganisiren und in einen schaumigen, später erhärtenden Schleim umwandeln, in welchem die Sporen eingeschlossen bleiben (vergl. das im Eingang Gesagte). In den Makrosporangien dagegen wächst nur eine der neu entstandenen 4×16 Sporen weiter, diese aber vergrößert sich sehr stark, so dass sie endlich den Raum des Sporangiums beinahe ausfüllt; in ihrem dem Scheitel der letzteren zugekehrten Ende liegt ein großer Zellkern. Während dieses Wachsthums der Makrospore werden nun die Tapetenzellen und später auch die sämmtlichen übrigen (unausgebildeten) Sporen desorganisirt; sie verfließen zu einem schaumigen Plasma, welches sich um die Haut der Makrospore herumlegt, besonders aber ihren Scheitel mit einer dicken Schicht überzieht; dieser später erhärtende schaumige Schleim ist es, der die dicke Hülle der reifen Makrospore, das Episporium (früher Exosporium), darstellt (Fig. 184, *A*); über dem Sporenscheitel spaltet dasselbe sich schon bei seiner Bildung in drei Lappen, aus deren Zwischenraum später das Prothallium hervortritt. — Bei Azolla hatte Strasburger schon früher die Existenz des erhärteten schaumigen Schleims in beiderlei Sporangien nachgewiesen, doch nehmen diese Schleimgebilde bei Azolla weit auffallendere Formen an: in den Mikrosporangien bildet der einem großzelligen Gewebe ähnliche Schleim zwei bis acht von einander ganz gesonderte Ballen (Massulae), deren jeder eine Anzahl Mikrosporen umschließt; bei einigen Arten (A. filiculoides, caroliniana) sind diese Massulae auf ihrer Oberfläche mit haarähnlichen, an der Spitze ankerartig geformten Anhängseln (Glochiden) besetzt, mittels welcher sie aus den Sporangien austreten und auf dem Wasser schwimmend sich den ebenfalls umherschwimmenden Makrosporen anhängen. Die im Makrosporangium von Azolla enthaltene rundliche, jenes bei weitem nicht ausfüllende Makrospore ist an ihrem ganzen Umfang mit einer sehr dicken, warzigen Schicht schaumigen er-

härteten Schleims überzogen, der über dem Scheitel hoch emporragt und dort drei (oder dreimal) mächtige Ballen eben solcher Substanz trägt und außerdem in ein Büschel feiner Fäden ausläuft: in diesen Formen bildet der lufthaltige schaumige Schleim einen Schwimmapparat der Makrospore, die dabei auch den oberen Theil des gerissenen Sporangiums mitführt.

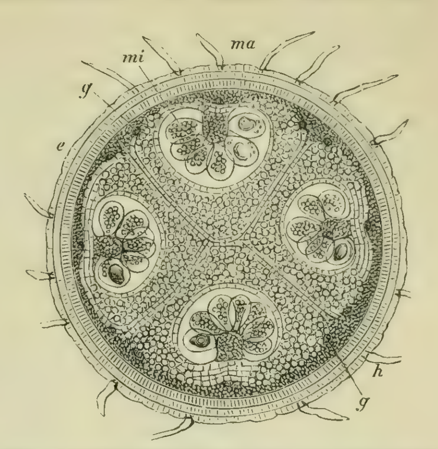


Fig. 195. Querschnitt der Frucht von Pilularia globulifera unter der Mitte, wo die Makro- und Mikrosporangien gemengt sind (*ma* und *mi*); *g* die Fibrovasalstränge, *h* Haare, *e* die Epidermis der Außenfläche.

Die Früchte der Marsiliaceen sind viel complicirter und fester gebaut als die der vorigen Familie; die von Pilularia sind kurzgestielte rundliche Kapseln, deren morphologische Bedeutung noch wenig aufgeklärt ist. Die Kapsel, von einer sehr dicken, harten, mehrschichtigen Wand umgeben und mit weichem, saftigem Parenchym erfüllt, enthält hohle Fächer, welche vom Stiel zum Scheitel emporsteigen; P. globulifera besitzt vier solche (Fig. 195), P. minuta zwei, P. americana drei. Jedes Fach trägt auf seiner der Fruchtschale zugekehrten Seite einen von unten aufsteigenden Wulst, hinter welchem ein Fibrovasalstrang verläuft; auf diesem Receptaculum sitzen die gestielten Sporangien, einen Sorus bildend, der unten vorwiegend Makrosporangien, oben nur Mikrosporangien enthält. Wahrscheinlich hat jedes Sorusfach in der Jugend am Scheitel einen Ausführungskanal[1]; inwiefern man aber die den Sorus von innen umgebende zarte Gewebemasse einem Indusium vergleichen darf, was manche Botaniker thun, ist hier wie bei den Marsilien unklar. Einige Andeutungen über die Entwicklungsgeschichte hat neuerdings Juranyi[2]) gegeben. Darnach erscheint es wahrscheinlich (wie das ja schon nach der Analogie mit Marsilia sehr plausibel erscheinen kann), dass die Frucht ein umgewandelter Blattabschnitt ist, der aus dem Blatt, neben welchem die Frucht im fertigen Zustand dann scheinbar steht, entspringt. Es läge hier dann eine ähnliche Stellung des Sporophylls zum sterilen Blattabschnitt vor, wie bei den Ophioglosseen (s. d.). Die Frucht ist anfangs ein kleiner Gewebekörper, in welchen ein Gefäßbündel eintritt. Die Fruchtanlage wird dann keulenförmig und auf der dem sterilen Blatte zugekehrten Seite concav. Es werden an ihr vier

1) Nach meinen Untersuchungen ist dies in der That der Fall, die Sori entstehen also nicht im Innern geschlossener Höhlungen wie bisher angenommen wurde.

2) Juranyi: Über die Gestaltung der Frucht bei Pilularia globulifera. Referat im Bot. Centralblatt. 1880. pag. 201. — Das hier Mitgetheilte klärt die Entwicklung aber nur sehr unvollständig auf, neue Untersuchungen sind deshalb erforderlich.

Blattlappen angelegt, aus welchen der Haupttheil der Frucht hervorgeht, und welche die Klappen derselben bilden. Die Sporangien entstehen in Höhlen, die Ränder der Blattlappen verwachsen, und die Frucht wird birnförmig. Die vier in der Figur sichtbaren Zellreihen wären dann die Verwachsungsstellen der vier Blattlappen.

Die Früchte der verschiedenen Arten von Marsilia sind lang- oder kurzgestielte, meist ungefähr bohnenförmige, sehr hartwandige Kapseln, welche auf der ventralen Seite der Stiele gewöhnlicher Laubblätter (Fig. 190) oder an deren Basis entspringen, aber jedenfalls immer aus dem Stiele selbst; die Fruchtstiele können einfach und einfrüchtig, oder gabelig und mehr-

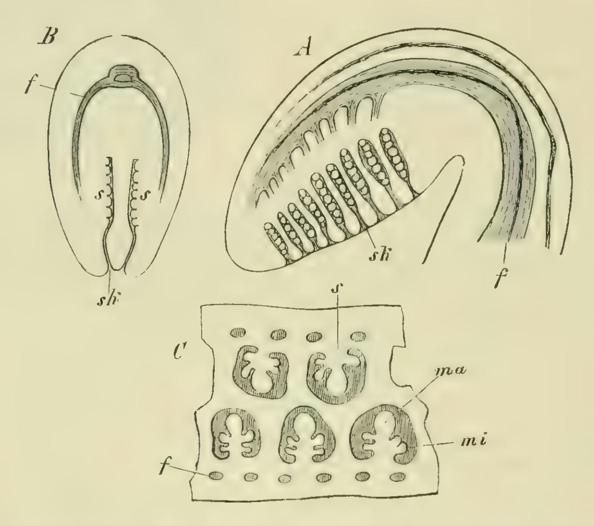


Fig. 196. Sehr junge Frucht von Marsilia elata nach Russow. — *A* medianer Längsschnitt, *B* Querschnitt, *C* Theil eines Längsschnittes senkrecht auf *A*. — *ff* Gefäßbündel, *ss* die Sori, *sk* die Ausführungskanäle der Sori; *ma*, *mi* Makro- und Mikrosporangien (vergl. Fig. 200).

früchtig sein; aus dem Blattstiel entspringen sie gewöhnlicher in Mehrzahl. Die reife Kapsel, über deren Rückenkante der Stiel hinläuft (Fig. 200), um rechts und links Seitennerven abzugeben, die dichotomirend nach der Bauchkante hinlaufen, ist bilateral symmetrisch gebaut und enthält im Innern zwei Reihen von Hohlräumen, deren jeder von der Bauchkante zur Rückenkante aufsteigt (Fig. 196 *A*, *B*); in der sehr jungen Frucht münden dieselben auf der Bauchseite durch enge Kanäle ins Freie. In jedem Fach läuft auf der Außenseite, der Schale zugekehrt, ein Gewebewulst hinab, welcher die Makrosporangien an seiner Firste, die Mikrosporangien an seinen Flanken trägt; jedes Fach enthält also auch hier einen Sorus mit zweierlei Sporangien. Bei dem Aufplatzen der Frucht zeigt sich besonders deutlich (Fig. 200), dass das weiche innere Gewebe um jeden Sorus, ähnlich wie bei Pilularia, ein allseitig geschlossenes Säckchen bildet.

Die reifen Mikrosporangien enthalten zahlreiche (4×16) Sporen, die Makrosporangien nur eine reife Makrospore.

Die Entstehung der Sporangien beginnt mit der Vorwölbung einzelner Oberflächenzellen des den Sorus tragenden Receptaculums, welche durch wiederholte schiefe Theilungen (also abweichend von den Salviniaceen) drei Segmentreihen bilden, bis endlich eine gewölbte Querwand die dreiseitige Scheitelzelle abschließt und in das tetraedrische Archespor verwandelt (Fig. 197 *I—III*), aus welchem nun durch weitere, den vier letzten parallele Theilungen eine Tapetenschicht gebildet wird, welche ähnlich wie bei den Salviniaceen und den ächten Farnen das Archespor umgiebt (Fig. 105 *IV*, *I*). Der Stiel der Marsiliaceensporangien ist nach dem oben Gesagten von Anfang an dreireihig und wird durch Längstheilungen mehrreihig. Indem nun die junge Kapsel des Sporangiums mehr und mehr aufschwillt, treten in den Wandungs- und Tapetenzellen radiale, in letzteren auch tangentiale Theilungen ein; darauf zerfällt das Archespor durch successive Zweitheilungen in 16 Sporenmutterzellen, deren jede in der gewohnten Weise vier tetraedrisch gelagerte und geformte Sporen erzeugt; auch hier werden während dieses Vorganges die Tapetenzellen nach und nach desorganisirt, es entsteht ein den Raum des Sporangiums zwischen den isolirten Mutterzellen und Sporentetraden erfüllendes körniges Plasma, welches später zur Bildung der eigenthümlichen Episporien (Gallerthüllen der Sporen) verwendet wird. Bis hieher findet die Entwicklung in beiderlei Sporangien gleichartig statt, im weiteren Fortgang verhalten sie sich verschieden. In den Mikrosporangien gelangen alle Sporen der 16 Tetraden zur Reife, indem innerhalb der vierkammerig gewordenen Mutterzellen jede Sporenanlage sich mit der bleibenden Sporenhaut umgiebt und dann die Kammerwände der Mutterzelle aufgelöst werden. — In den Makrosporangien dagegen wächst an jeder der 16 Tetraden eine der jungen Sporenzellen stärker als die drei andern, endlich gehen aber alle Tetraden bis auf

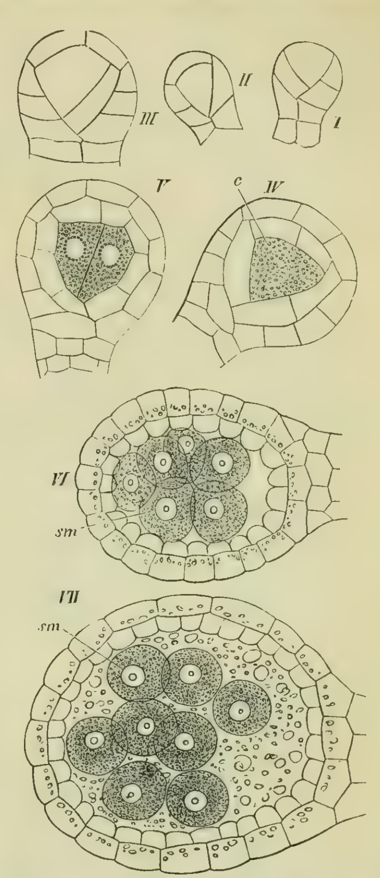


Fig. 197. Entwicklung des Sporangiums von Pilularia globulifera, sämmtliche Figuren im optischen Längsschnitt; *c* Archespor, *sm* Sporenmutterzellen (550).

eine einzige zu Grunde und an dieser einen wächst die bevorzugte Tochterzelle, die künftige Makrospore, sehr kräftig heran, während die drei anderen nach und nach verkümmern. Fig. 198 und 199 stellen die Entwicklung der Makrospore von Pilularia globulifera nach Zeichnungen dar, die SACHS 1866 entworfen hat; sie zeigen die junge Makrospore in *I*, *II*, *III* noch im Zusammenhang mit ihren drei Schwesterzellen, diese umgeben von der bereits verschleimten Zellhautsubstanz der vierkammerigen Mutterzelle (*I*); die vier Zellen hängen durch stachelartige Fortsätze unter sich zusammen; der der Makrospore ist am kräftigsten entwickelt; später erscheint diese letztere sehr vergrößert, die absorbirten Schwestern hängen ihr seitwärts an (Fig. 199 x), ihre feste Haut hat sich gebräunt und ist von einer Schleimhülle umgeben (Fig. 198 *IV b*), die oft faltig erscheint und später über dem Scheitel eine Papille bildet (Fig. 199 b'), die bei der Reife zusammenfällt. Auf dieser Schleimhülle erscheint sodann

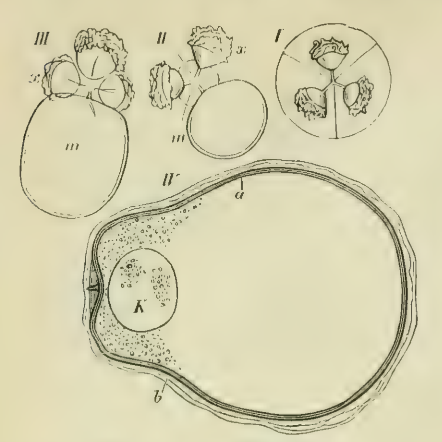


Fig. 198. Entwicklung der Makrospore von Pilularia globulifera: x die abortirenden Schwesterzellen, m die Makrospore, K deren Zellkern, a ihre innere, b ihre zweite Zellhautschicht (550).

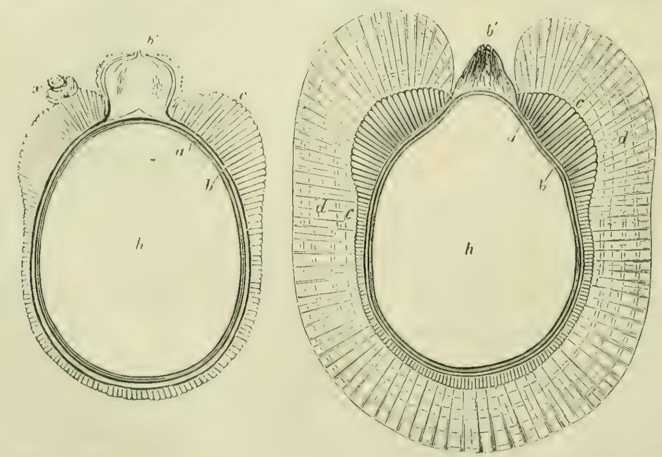


Fig. 199. Weitere Entwicklung der Makrospore von Pilularia globulifera. h Hohlraum der Spore, a innere erste, b die zweite, c dritte, d vierte Hautschicht (80).

eine Schicht weicher Substanz von deutlich prismatischer Struktur (Fig. 199 c), auf welcher sich noch später eine noch dickere, minder deutlich organisirte Hülle auflagert; beide lassen den Scheitel frei und bilden so den Trichter, durch welchen nach der Keimung die Spermatozoiden ein-

dringen (vgl. Fig. 186). Ein ähnliches Episporium zeigen die Makrosporen von Marsilia, dessen Entwicklung durch die vorhandenen Beschreibungen (Russow a. a. O.) nicht hinlänglich aufgeklärt ist.

Die Entleerung der Makro- und Mikrosporen aus dem sehr festen Fruchtgehäuse ist mit merkwürdigen Vorgängen verbunden, deren Kenntniss wir besonders Hanstein verdanken. Die reifen Früchte von Pilularia globulifera liegen auf oder in der nassen Erde; vom Scheitel her vierklappig aufspringend, entlassen sie einen hyalinen, zähen Schleim, der offenbar von dem die Fächer trennenden Gewebe abstammt und einen runden, sich tagelang vergrößernden Tropfen auf der Erdoberfläche bildet. In diesem Schleimtropfen steigen die Makro- und Mikrosporen empor, um hier zu keimen; erst nach stattgehabter Befruchtung zerfließt er; die befruchteten Makrosporen bleiben auf der nassen Erde liegen, an der sie durch Wurzelhaare der Prothallien befestigt werden, bis die erste Wurzel des Embryos in den Boden eindringt. — Fig. 200 stellt die wichtigsten der entsprechenden Vorgänge bei Marsilia salvatrix dar; wird die steinharte Fruchtschale an der Bauchkante ein wenig verletzt und die Frucht in Wasser gelegt, so dringt dieses ins Innere und bringt die die Sorusfächer bildenden Gewebemassen zum Aufquellen, wodurch die Fruchtschale an der Bauchkante in zwei Klappen aufspaltet. Fig. 200 *B* zeigt, wie ein hyaliner Wulst hervorquillt, der vorher den Winkel an der Bauchkante ausfüllte und nun die schwächer quellenden Sorusfächer mit hervorzieht; indem der

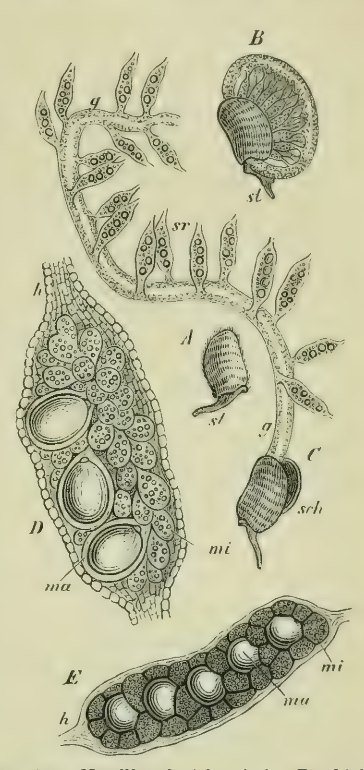


Fig. 200. Marsilia salvatrix; *A* eine Frucht in natürl. Gr., *st* der obere Theil ihres Stiels; *B* eine im Wasser aufgesprungene Frucht lässt den Gallertring hervortreten (dies nach Hanstein); *C* der Gallertring *g* ist zerrissen und ausgestreckt, *sr* die Sorusfächer, *sch* Fruchtschale; *D* ein Säckchen (Fach) mit seinem Sorus aus einer unreifen Frucht; *E* ein solches aus einer reifen Frucht; *mi* Mikrosporangien, *ma* Makrosporangien.

Wulst immer mehr sich streckt, reißen diese an der Rückenkante ab und werden nun ganz aus der Frucht hervorgezogen; gewöhnlich reißt zuletzt auch der Wulst an einem Ende ab, streckt sich und trägt nun die Sorusfächer in zwei seitlichen Längsreihen als noch immer geschlossene Säckchen, die jetzt weit von einander entfernt sind, während dies Alles innerhalb der Frucht dicht zusammengedrängt war. Diese Vorgänge vollziehen sich im Verlaufe weniger Stunden, die beiderlei Sporen werden endlich frei und bei

günstiger Temperatur findet bereits 12—18 Stunden nach dem Einlegen der Frucht im Wasser die Befruchtung statt.

a) Die Gewebebildung der heterosporen Farne stimmt in den wesentlichsten morphologischen Momenten mit der der homosporen Farne überein (vgl. das dort Erwähnte). Die Epidermis zeigt manche Eigenthümlichkeiten, zumal der Spaltöffnungen, das Grundgewebe ist durch große Intercellularräume ausgezeichnet, wie bei Wasser- und Sumpfpflanzen gewöhnlich; über die Sklerenchymbildungen in Blättern und Fruchtschalen der Marsiliaceen ist Braun und Russow zu vergleichen. Die Gefäßbündel sind zumal bei den Marsiliaceen denen der ächten Farne sehr ähnlich zusammengesetzt: ein centrales Xylem, von Phloëm rings umhüllt, dieses von einer einfachen, mit welligen Seitenwänden versehenen Strangscheide umgeben. Je ein Strang durchzieht die Wurzeln und Blattstiele; bei Marsilia theilt sich derselbe in den Blattflächen, eine dichotomische Nervatur bildend; im Stamm der Marsiliaceen ist der Gefäßbündelkörper ein von Grundgewebe ausgefülltes, auf dem Querschnitt ringförmiges Rohr (vgl. das bei Besprechung der Gewebebildung der homosporen Farne Gesagte).

b) Systematisches. Schon aus der Darstellung im Text erhellt, dass die heterosporen Farne in zwei scharf gesonderte Familien zerfallen, von denen die eine, die Salviniaceen, sich den homosporen Farnen noch nahe anschließt, während die Marsiliaceen eine Gruppe bilden, für die es unter den homosporen Farnen mit gleicher Sporangienbildung zunächst an Analogien fehlt; dagegen erinnert die Art und Weise, wie die Sporenkapsel an dem sterilen Blatttheile inserirt ist, an analoge Verhältnisse des Sporophylls zum sterilen Blatttheil bei den Ophioglosseen.

Familie 1: Salviniaceen: Horizontal auf Wasser schwimmend; Stamm mit zweireihig rechts und links segmentirter Scheitelzelle; Sori männlich oder weiblich, je einer in einer einfächerigen Frucht; Sporen von schaumig verhärtetem Schleim (Massulae, Episporien) umgeben; die Mikrosporen (von Salvinia) bilden ein sehr einfaches, aber doch ins Freie heraustretende Prothallium; das der Makrospore ist kräftig entwickelt, mit mehreren Archegonien (Salvinia wurzellos, Azolla mit Wurzeln).

Familie 2: Marsiliaceen: Horizontal auf nasser Erde kriechend oder z. Th. schwimmend; Stamm mit dreiseitiger Scheitelzelle, welche zwei seitlich rückenständige und eine untere Bauchreihe von Segmenten bildet; jeder Sorus enthält Makro- und Mikrosporen und zwei bis viele Sori sind in eine mehrfächerige Frucht eingeschlossen. Die Sporen von erhärteten Gallertmassen (Episporien) umgeben, welche radial prismatische Struktur zeigen und z. Th. quellungsfähig sind. Mikro- und Makrosporen bleiben lange in den Sporangien eingeschlossen (überwintern in denselben). Das Prothallium der Makrospore ist sehr (beinahe auf ein Archegonium) reducirt, das Prothallium der männlichen Zelle ist wie bei den Salviniaceen auf eine Zelle reducirt. Der fertile zur Sporenkapsel werdende Blatttheil sprosst aus dem Blattstiel des sterilen Blattes hervor.

C. Eusporangiate Filicineen [1].

Die beiden hierher gehörigen Familien sind charakterisirt vor Allem durch ihre Sporangienbildung, sie zeigen aber auch in andern Merkmalen bedeutende Übereinstimmung. — Die Keimung ist nur bei den Marattiaceen

---

1) Von Sachs als Stipulaten zusammengefasst, eine Bezeichnung die nicht wohl beibehalten werden kann, nachdem nachgewiesen ist, dass Stipularbildung bei den Ophioglosseen überhaupt nicht, bei den Marattiaceen nicht ausnahmslos vorkommt.

vollständig bekannt, bei den Ophioglosseen kennt man die Prothallien nur in Form unterirdischer, chlorophyllloser Knöllchen, während die der Marattiaceen einen großen, grünen, dem Prothallium der andern homosporen Farne ähnlichen Thallus bilden. — Gemeinsam ist übrigens beiden Familien, dass die Antheridien ins Gewebe des Prothalliums versenkt sind (eine Eigenthümlichkeit die sie mit den andern homosporen Eusporangiaten theilen, denn auch bei Equisetum ist die Anlage der Antheridien eine ähnliche), und dass auch der Archegonienhalstheil kaum über die Prothalliumoberfläche hervorragt. Höchst wahrscheinlich beginnen übrigens auch die Prothallien der Ophioglosseen ihre Entwicklung mit der Bildung eines grünen Prothalliums, an dem sich dann erst das in den Boden eindringende Knöllchen bildet. Wenigstens weist darauf die Analogie mit Gymnogramme leptophylla hin. — Der Stamm der zweiten, ungeschlechtlichen Generation ist durch sein äußerst geringes Längenwachsthum, den Mangel der Internodienbildung und Verzweigung, durch die vollständige Bedeckung seiner Oberfläche mit Blattinsertionen, wie durch die dicht unter seinem Scheitel erfolgende akropetale Wurzelbildung in beiden Familien ausgezeichnet. Die ganz fehlende oder doch mangelhafte Bildung von Strangscheiden und von braunwandigem Sklerenchym im Grundgewebe des Stammes und der Blätter unterscheidet sie von den ächten Farnen, von denen sich die Ophioglosseen wohl am weitesten entfernen durch ihre eigenthümliche Vegetationsweise und das bei Botrychium nachgewiesene, allerdings sehr unbedeutende secundäre Dickenwachsthum des Stammes.

1. Familie. Ophioglosseen[1]. a) Das Prothallium ist nur bei Ophioglossum pedunculosum und Botrychium bekannt. In beiden Fällen kennt man es nur als einen unterirdischen, chlorophyllfreien, parenchymatischen Gewebekörper, der bei der erstgenannten Art nach Mettenius[2] zuerst die Form eines kleinen runden Knöllchens besitzt, aus welchem später ein cylindrisch wurmförmiger, unterirdisch aufrecht wachsender Spross sich entwickelt, der sich nur selten spärlich verzweigt und an der Spitze durch eine Scheitelzelle fortwächst; wenn das Ende über den Boden hervortritt und ergrünt, so wird es lappig und hört auf zu wachsen; das Gewebe dieses Prothalliums ist in einen axilen Strang von gestreckteren und eine Rinde von kürzeren Parenchymzellen differenzirt, die Oberfläche mit Wurzelhaaren bekleidet; bei einem Querdurchmesser von $^1/_2$—$1^1/_2$ Linien erreicht es eine Länge von zwei Linien bis zu zwei Zollen. — Das Prothallium von Botrychium Lunaria ist nach Hofmeister eine eiförmige Masse festen Zell-

1) Mettenius, Filices horti botanici Lipsiensis. Leipzig. 1856. pag. 119. — Hofmeister, Abhandlungen der Kgl. Sächs. Ges. d. Wissensch. 1857. pag. 657. — Russow, Vergl. Unters. Petersburg. 1872. pag. 117 ff. — Holle, Über die Vegetationsorgane der Ophioglosseen. Bot. Ztg. 1875. — Goebel, Beiträge zur vergl. Entwicklungsgesch. der Sporangien. Bot. Ztg. 1880 (Botrychium) und 1881 (Ophioglossum).

2) Eine Nachuntersuchung derselben wäre sehr erwünscht.

gewebes, deren größter Durchmesser nicht über eine halbe Linie, oft noch viel weniger beträgt (Fig. 201): außen lichtbraun, innen gelblich weiß, allseitig mit spärlichen, mäßig langen Wurzelhaaren besetzt. — Diese Prothallien sind monöcisch, jedes erzeugt zahlreiche Antheridien und Archegonien, die über seine ganze Oberfläche ziemlich gleichmäßig vertheilt sind, bei O. ped. mit Ausnahme des primären Knöllchens; bei

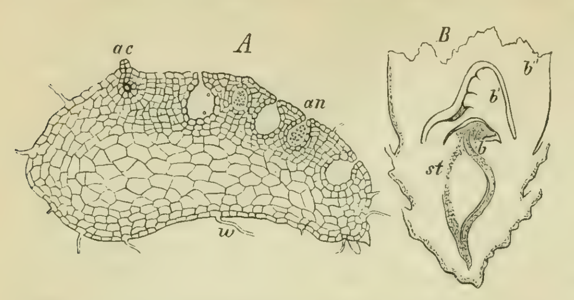


Fig. 201. Botrychium Lunaria, *A* Prothallium im Längsschnitt (50), *ac* ein Archegonium, *an* Antheridien; *w* Wurzelhaare. — *B* Längsschnitt des unteren Theils einer im September ausgegrabenen jungen Pflanze (20); *st* Stamm, *b*, *b'*, *b''* Blätter (nach Hofmeister).

Botrychium trägt die der Bodenoberfläche zugekehrte Oberseite vorzugsweise Antheridien. — Die Antheridien sind Höhlungen in dem Gewebe des Prothalliums, äußerlich von wenigen Zellschichten bedeckt und bei Ophioglossum nur wenig vorgewölbt; hier gehen die Mutterzellen der Spermatozoiden aus einer bis zwei Zellen des inneren Gewebes (von einer bis zwei Zelllagen außen bedeckt) durch wiederholte Theilungen hervor[1]; sie bilden eine die Deckschichten nach unten wenig vortreibende Gewebemasse rundlichen Umfangs und erzeugen, wie bei Botrychium, die Spermatozoiden, die denen der Polypodiaceen ähnlich geformt, aber größer sind, sie treten durch eine enge Öffnung der Antheridiumdecke heraus. — Die Archegonien scheinen sich in ähnlicher Weise wie die der anderen Gefäßkryptogamen zu entwickeln, die Angaben von Mettenius stimmen ganz überein mit dem für die Archegonienentwicklung der übrigen Filicineen Bekannten. Der Archegonienbauch ist vollständig in das Prothallium eingesenkt, und nur der meist sehr kurze Hals tritt über der Oberfläche desselben hervor.

b. Sporenbildende Generation. Die Art und Weise, wie die befruchtete Eizelle sich zum Embryo entwickelt, ist nicht bekannt, es dürfte dieselbe aber mit der der übrigen Filicineen übereinstimmen, nur die Orientirung nach Hofmeister's und Mettenius' Angaben eine abweichende sein.

Merkwürdige Wachsthumsverhältnisse zeigt die entwickelte Pflanze. Bei Ophioglossum scheint der wie bei Botrychium tief in der Erde verborgene Stamm sich niemals zu verzweigen, während bei Botrychium mehrere Fälle beschrieben sind (Roeper und Holle). Auch die verhältnissmäßig dicken Wurzeln sind bei Ophioglossum unverzweigt, auf vielen entstehen Adventivknospen, die zu neuen Pflänzchen auswachsen[2]. Die

1) D. h. wohl ähnlich wie bei Marattia (s. u.)

2) Durch diese Adventsprossungen perenniren die Ophioglosseen und vermehren sich zugleich durch dieselben.

Wurzeln von Botrychium produciren keine Adventivknospen, sie sind nicht selten und oft mehrfach seitlich verzweigt. Das flache, von den Blattinsertionen umwallte Stammende ist tief in den Blattscheiden verborgen und besitzt bei Ophioglossum sowohl als Botrychium eine dreiseitige Scheitelzelle. — Die Blätter haben eine scheidenförmge Basis und jedes jüngere ist bei Botrychium, wie Fig. 203 zeigt, in dem nächst älteren völlig eingeschlossen. Bei Ophioglossum werden die sämmtlichen Verhältnisse am

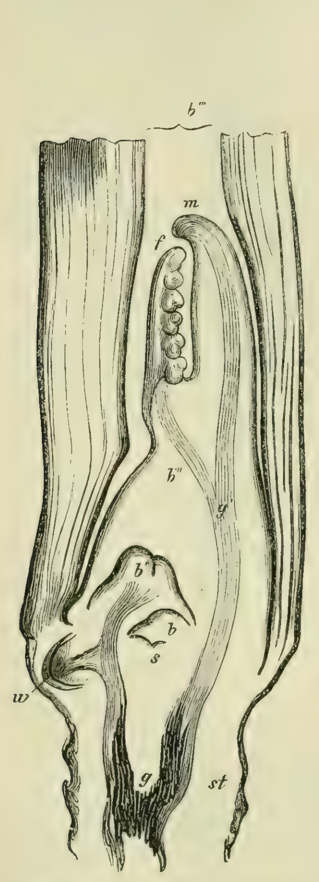


Fig. 202. *A* Ophioglossum vulgatum, *B* Botrychium Lunaria, beide in natürl. Gr.; *w* Wurzeln, *st* Stamm, *bs* Blattstiel, *x* die Stelle der Verzweigung des Blattes, wo die sterile Lamina *b* von der fertilen *f* sich trennt.

Stammende noch complicirter dadurch, dass die Blattanlagen von einem Hüllgewebe umschlossen sind, das nicht aus der Basis der älteren Blätter, sondern aus der Stammoberfläche hervorgeht, jedes Blatt wird dadurch in eine Art Kammer eingeschlossen. Es bleibt aber am Scheitel jeder Kammer eine freie Öffnung übrig, der Stammscheitel ist daher durch einen engen Kanal mit der Atmosphäre in Contakt. Sowohl bei Ophioglossum als bei Botrychium entspringt normal unter jedem Blatte eine Wurzel. Die Wurzeln

besitzen ebenfalls eine dreiseitige Scheitelzelle (cfr. oben die Darstellung des Wurzelwachsthums bei den ächten Farnen).

Sobald die Pflanze ein gewisses Alter erreicht hat, trägt jedes Blatt einen Sporangienstand, der eine der axilen Seite des Blattes entsprießende



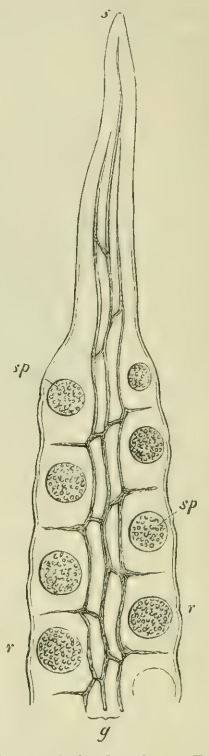


Fig. 204. Längsschnitt des oberen Theils der fertilen Lamina von Ophioglossum vulgatum; *s* deren freie Spitze, *sp* die Sporangienhöhlungen, bei *r* die Stelle, wo diese quer aufreißen, *g g g* die Gefäßbündel (etwa 10mal vergr.).

Fig. 203. Längsschnitt durch den unteren Theil einer entwickelten Pflanze von Botrychium Lunaria: *st* Stamm, *g g'* die Gefäßbündel, *w* eine junge Wurzel, *s* Stammscheitel: *b*, *b'*, *b''*, *b'''* die vorhandenen vier Blätter, *b'''* in diesem Jahre entfaltet; *b'* zeigt die erste Andeutung der Verzweigung des Blattes, in *b''* ist diese schon weit vorgeschritten; *m* ist der Medianus der sterilen Lamina, die rechts und links schon ihre hier nicht sichtbaren Lacinien besitzt, *f* ist die fertile Lamina mit den jungen Auszweigungen, an denen die Sporangien sich bilden werden. (Ungef. 10mal vergr.)

Verzweigung desselben darstellt. Bei der Gattung Ophioglossum ist sowohl der äußere sterile, als auch der fertile Zweig des Blattes gewöhnlich unverzweigt; bei dem brasilianischen Oph. palmatum ist die Blattspreite jedoch dichotomisch gelappt, während aus ihrem in den Stiel übergehenden Rande beiderseits mehrere fertile Lappen (Sporangienähren) entspringen. Bei der Gattung Botrychium sind beide Theile wieder in parallelen Ebenen

verzweigt (Fig. 202 *A* und *B*). Die frühere Annahme einer Verwachsung der beiden Blattstiele eines fertilen und eines sterilen Blattes wird durch die Entwicklungsgeschichte (Fig. 203) sofort beseitigt; vielmehr zeigt die Entwicklung, wie Hofmeister zuerst nachwies, dass der Sporangienstand auf der Innenseite des Blattes hervorsprosst. Im entwickelten Zustand trennt sich der fertile Blattzweig von dem sterilen (grünen) entweder an dessen Laminarbasis ab, oder er entspringt aus der Mitte der Lamina (O. pendulum), oder die beiden Zweige des Blattes erscheinen bis tief hinab zur Insertion getrennt (O. Bergianum), oder endlich der Sporangienstand entspringt aus der Mitte des Blattstiels (Botrychium rutaefolium und dissectum).

Die Sporangien der Ophioglosseen stimmen in ihrem Bau der Hauptsache nach mit denen der Marattiaceen überein. Sie haben bei Botrychium die Form rundlicher Kapseln, die sich durch einen Querspalt öffnen; die Stelle der Wand, wo der letztere später auftritt, ist früh schon daran erkennbar, dass die Zellen hier zartwandiger und kleiner bleiben. Die Sporangienwand besteht aus mehreren Zellschichten, deren äußerste unten in die Epidermis des Sporophylls übergeht. Die jungen Sporangien von Botrychium Lunaria sind Zellhöcker, die sich als halbkugelige Protuberanz hervorwölben. Sie stehen an Stelle von Fiederblättchen des fertilen Blatttheils (Sporophylls), erscheinen aber später auf dessen Ober-(Innen-)Seite gerückt. Die unter der Epidermis liegende Endzelle der axilen Reihe ist das Archesporium, das als Mutterzelle des sporogenen Gewebes fungirt (vgl. Fig. 208 von Angiopteris evecta). Der sporogene Complex ist hier wie in allen Sporangien umgeben von einigen Lagen tafelförmiger Zellen, den sogenannten Tapetenzellen, die zur Sporenbildung nicht verwendet, sondern später desorganisirt werden.

Bei Ophioglossum bilden die reifen Sporangien wurstförmig gekrümmte Höhlungen im Gewebe des fertilen Blatttheils auf den Flanken desselben, der einen Seite etwas genähert. Ein Längsschnitt durch die unreife sogen. Ähre (das Sporophyll) von O. vulgatum (Fig. 204) zeigt, dass die äußere Wandungsschicht der Sporangien eine continuirliche, mit Spaltöffnungen besetzte Fortsetzung der Epidermis ist[1]), die den ganzen fertilen Blattzweig überzieht: an den Stellen, wo später der seitliche Querriss an jedem Sporangium entsteht, sind diese Epidermiszellen radial gestreckt und die ganze Schicht liegt in einer (anfangs kaum merklichen) Einkerbung. Die kugeligen Höhlungen, welche die Sporenmasse enthalten, sind dem Gewebe des Organs eingebettet, überall von dem Parenchym desselben umgeben: dieses ist auch auf der Außenseite, wo später der Querriss entsteht, in einigen Schichten vorhanden: der mittlere Theil des Parenchyms ist von Gefäßbündeln durchlaufen, die unter sich in langen Maschen anasto-

---

1) Im Jugendzustand der Sporangien ist dies nicht der Fall, vgl. bezüglich der Entwicklungsgesch. derselben Bot. Zeit. 1881.

mosiren und zwischen je zwei Sporangienhöhlen ein Bündel quer aussenden. — Bei Botrychium sind diese Verhältnisse ähnlich, wenn man die einzelnen sporangientragenden Zweige der Rispe mit der Ähre der Ophioglosseen vergleicht; an ihnen sitzen die Sporangien ebenso wie hier zweireihig und alternirend, nur treten sie mehr kugelig hervor, weil das Gewebe des Trägers zwischen je zwei Sporangien mehr zurückweicht. — Die Sporen entstehen zu je vier aus einer Mutterzelle, die sich nach angedeuteter Zweitheilung in vier tetraëdrische, von weicher Haut (den sogen. Specialmutterzellen) umschlossene Kammern theilt, in deren jeder das Protoplasma sich mit einer neuen festeren Haut, der eigentlichen Sporenhaut, umgiebt, worauf die erwähnten Kammerwände sich auflösen und die Sporen frei werden. An Spiritusexemplaren findet man die jungen, noch zu je vier zusammenhängenden Sporen beider Gattungen in einer farblosen, körnigen, geronnenen Gallertmasse eingebettet, die offenbar im Leben der Flüssigkeit gleicht, in welcher die Sporen der übigen Gefäßkryptogamen vor der Reife schwimmen; die Sporen sind tetraëdrisch, bei Botrychium schon in der Jugend mit knopfartigen Vorsprüngen auf dem cuticularisirten Exosporium.

Unter den Gewebeformen der Ophioglosseen ist das parenchymatische Grundgewebe vorherrschend; es besteht zumal im Blattstiel aus langen, fast cylindrischen, dünnwandigen, saftreichen Zellen mit geraden Querwänden und großen Intercellularräumen; in der Lamina sind die letzteren bei Oph. vulgatum sehr groß, das Gewebe schwammig. Das Hautgewebe bei Oph. vulgatum und Botrychium Lunaria besitzt nirgends hypodermale Schichten, eine wohl ausgebildete Epidermis mit zahlreichen Spaltöffnungen auf der Ober- und Unterseite der Blätter überzieht unmittelbar die äußeren Schichten des Grundgewebes; am Umfang des Stammes, der ganz und gar von Blattnarben bedeckt ist, bilden sich Korkschichten. — Die Gefäßbündel von Oph. vulgatum bilden im Stamm, an welchem die Blätter nach $^2/_5$ spiralig geordnet sind, nach Hofmeister ein hohlcylindrisches Netz, von dessen Maschen je eine einem Blatte entspricht. Die fünf bis acht dünnen Stränge, die den Blattstiel durchziehen, laufen in der Basis des Blattstiels zu einem einzigen Strang zusammen, welcher als Blattspur im Centralcylinder des Stammes bis beinahe zur Eintrittsstelle der fünftälteren, wieder in derselben Geradzeile verlaufenden Blattspur absteigt und die seitliche Begrenzung der Skeletmaschen übernimmt (Holle). Häufig wandelt sich das ganze, die Maschen des Netzes erfüllende Gewebe, in leiterförmige Gefäße um, so dass dann der Stamm auf beträchtliche Strecken einen geschlossenen Hohlcylinder von solchen zeigt, oder es geschieht dies nur auf einer Seite. Der Blattstiel wird von 5—8 dünnen Strängen durchlaufen, die auf dem Querschnitt in einen Kreis geordnet sind und zwischen denen das Grundgewebe weitere Lacunen bildet; jeder dieser Stränge hat auf seiner axilen Seite ein starkes Bündel von netzartig

verdickten engen Gefäßen, von denen auf der peripherischen Seite ein breites Bündel von Weichbast (Phloëm) liegt, es sind diese Stränge also collateral gebaut, wie dies auch bei den Skeletsträngen des Stammes allgemein der Fall ist; in der sterilen Lamina verzweigen sich die dünnen Stränge vielfach und anastomosiren, ein Netz mit zahlreichen Maschen bildend; sie verlaufen im chlorophyllhaltigen Mesophyll, ohne vorspringende Nerven zu bilden. — Die vier den Blattstiel von Botrychium Lunaria durchziehenden Stränge (Gefäßbündel) haben einen concentrischen Bau: jeder dieser Stränge besteht aus einem axilen breiten Bündel von Tracheiden (leiterförmig oder netzartig verdickt), welches von einer dicken Phloëmschicht rings umscheidet ist; diese Schicht zeigt eine innere Lage von engen Cambiformzellen, während die Peripherie von dickwandigem, weichem, bastähnlichem Prosenchym gebildet wird (ähnlich wie bei Pteris und anderen Farnen); in den Lacinien der sterilen Lamina spalten sich die Stränge wiederholt dichotomisch und verlaufen, ohne vorspringende Nerven zu bilden, mitten im Mesophyll. Das Grundgewebe bildet im Umfang der Gefäßbündel der Blätter keine (Ophioglossum) oder vom umgebenden Parenchym nur wenig, d. h. nur durch den undulirten Längsstreifen in der Mitte der radialen Seitenwände der Zellen, verschiedene Strangscheiden (Botrychium). Nach RUSSOW soll der Gefäßbündelkörper im Stamm von Botrychium ein nachträgliches, wenn auch wenig ausgiebiges Dickenwachsthum zeigen[1]).

Was die Wurzeln betrifft, so entspringt, wie erwähnt, nach HOLLE normal unter jedem Blatt eine Wurzel, in welche die Blattspur, nachdem sie im Centralcylinder herabgelaufen ist, ausbiegt.

Habitus und Lebensweise. Die Zahl der jährlich zum Vorschein kommenden Blätter ist gering und für die Species constant: so entfaltet Ophioglossum vulgatum und Botrychium Lunaria jährlich nur ein einziges Blatt, Botrychium rutaefolium jährlich zwei, ein steriles und ein fertiles; Ophioglossum pedunculosum entfaltet jährlich 2—4 Blätter (METTENIUS). Auffallend ist die ungemein langsame Entwicklung der Blätter: bei Botrychium Lunaria braucht jedes vier Jahre, von denen es die drei ersten unterirdisch zubringt, im zweiten werden die beiden Zweige (die sterile und die fertile Lamina) angelegt, im dritten weiter ausgebildet, im vierten kommen sie erst über die Erde empor (Fig. 202); es erinnert dies an die langsame Blattbildung von Pteris aquilina; ähnlich ist es bei Ophioglossum vulgatum, die Sporangien werden bei beiden Gattungen ein volles Jahr vor ihrer Reife angelegt. — Vegetative Propagation findet bei Ophioglossum durch Adventivknospen aus den Wurzeln statt; Ophioglossum pedunculosum ist insofern monokarpisch, als es nach Produktion fertiler Blätter

---

1) An älteren Exemplaren überzeugt man sich unschwer von dieser Thatsache.

in der Regel abstirbt, es erhält sich aber perennirend durch die Wurzelknospen (Hofmeister). — Die meisten Arten werden nur, von der Stammbasis bis zur Blattspitze gerechnet, 5—6 Zoll hoch, einzelne fußhoch, Botrychium lanuginosum in Indien soll nach Milde drei Fuß hoch werden, das Blatt ist hier drei- bis vierfach gefiedert, der Stiel enthält 10—11 Bündel.

2. Familie. Marattiaceen[1]). a) Die Prothalliumbildung der Marattiaceen stimmt in den Hauptzügen überein mit der der leptosporangiaten homosporen Farne, speciell zeigt sie Ähnlichkeit mit der der Osmundaceen. Es geht aus der keimenden Spore entweder zunächst eine Zellfläche oder ein Zellkörper hervor, schließlich bildet sich ein tiefgrünes, herzförmiges Prothallium, das sich durch das auf seiner Unterseite halbkugelig vorspringende Gewebepolster auszeichnet. Die Antheridien sind hier wie bei Ophioglossum (und überhaupt allen Eusporangiaten) dem Gewebe eingesenkt, sie finden sich auf der Ober- und Unterseite, vorzugsweise aber auf dem Gewebepolster der Prothallium-Unterseite. Eine Oberflächenzelle theilt sich durch eine Querwand in eine obere, die Deckelzelle, und eine untere, die Centralzelle des Antheridiums. Die letztere theilt sich in eine große Anzahl Spermatozoidmutterzellen, die Deckelzelle, fächert sich ebenfalls durch auf der Prothalliumfläche rechtwinklige Wände. Von den die Centralzelle des Antheridiums umgebenden Zellen werden tafelförmige, die Wandschicht des Antheridiums bildende Zellen abgeschnitten. Von dem Complex der Deckelzellen wird bei der Reife die mittlere, jüngste durchbrochen, dadurch gelangen die Spermatozoiden ins Freie. Die Antheridien zeigen sich an den Prothallien nach mehreren Monaten.

Die Archegonien stehen, wie bei den anderen homosporen Farnen, auf dem Gewebepolster der Unterseite des Prothalliums. Sie stimmen in ihrer Entwicklung mit denen der anderen Farne überein, sind aber ebenfalls dem Prothallium so tief eingesenkt, dass der Halstheil kaum über die Oberfläche des Prothalliums hervorragt. Die Halskanalzelle theilt sich nach den Abbildungen Jonkman's noch durch eine Querwand; Andeutungen dieses Vorgangs, d. h. Kerntheilung der Halskanalzelle aber ohne Auftreten einer Membran, hat Strasburger auch bei andern Farnen beobachtet (vgl. Fig. 151 von Pteris serrulata).

b) Die zweite Generation oder sporenbildende Pflanze. Die

1) De Vriese et Harting, Monographie des Marattiacées. Leide et Düsseldorf. 1853. — Lürssen's Untersuchungen sind zusammengestellt in dessen «Handbuch der systematischen Botanik». I. Bd. Leipzig. 1879. — Russow, Vgl. Untersuch. 1872. p. 105. — Tschistiakoff, Matériaux pour servir à l'histoire de la cellule végétale. Ann. d. scienc nat. 5. série. T. XIX. — Holle, Über die Vegetationsorgane der Marattiaceen. Bot. Ztg. 1875. pg. 215 — Goebel, Beiträge zur vergl. Entwicklungsgesch. der Sporangien. II., Bot. Ztg. 1881. — Betreffs der anatomischen Verhältnisse ist auf De Bary's vergleichende Anatomie zu verweisen. Leipzig. 1877. — Jonkmann, Über die Entwicklungsgesch. des Prothalliums der Marattiaceen. Bot. Ztg. 1878. p. 129 ff. und: De Geslochtsgeneratie der Marattiaceen, mit 4 Tafeln. (Holländ.)

Embryoentwicklung ist nicht bekannt, es ist aber anzunehmen, dass sie conform der der übrigen Farne ist. Mit dem Habitus der letztern stimmt auch der der übrigen Marattiaceen überein: aus einem, meist aufrechten, kurzen dicken, knollenförmigen Stamm entspringen dichtgedrängt die spiralig geordneten, sehr großen, langgestielten Blätter mit meist pinnatifider, zuweilen palmatifider Lamina; die Ähnlichkeit mit den ächten Farnen wird besonders dadurch erhöht, dass die Blätter aus spiralig nach vorn eingerollter Knospenlage sich langsam von unten nach oben entrollen.

Der Stamm von Marattia und Angiopteris wiederholt im Großen die Wachsthumsverhältnisse des Ophioglosseenstammes; er wächst aufrecht, ohne je eine beträchtliche Höhe zu erreichen; zum Theil in der Erde ver-



Fig. 205. Senkrechter Längsschnitt des Stammes einer jungen Angiopteris evecta; oben die jüngsten Blätter (*b*) noch ganz in Nebenblätter *nb* eingewickelt; *st* Stiel eines entfalteten Blattes mit seiner Stipula *nb*; *n* überall die Blattnarben auf den Fußstücken *f f*, von denen die Blattstiele sich abgegliedert haben; *c c* die Commissuren der Stipulae im Längsschnitt; *w w* die Wurzeln (natürl. Größe).

borgen stellt er einen knolligen Körper dar, dessen Oberfläche ganz mit Blattgebilden bedeckt ist, und dem eine eigene freie Oberfläche ganz fehlt; bei manchen Arten bleibt dieser Knollstock ziemlich klein, bei den großen Marattien und Angiopteris evecta kann er bei sehr beträchtlichem Umfang

1—2 Fuß hoch werden. Der Stamm von Kaulfussia assamica ist nach De Vriese ein unterirdisch kriechendes dorsiventrales Rhizom, welches auf der Oberseite die Blätter, auf der Unterseite die Wurzeln trägt; der von Danaea trifoliata ist nach Holle ziemlich gestreckt und verzweigt, auch die Blätter dieser Art weichen von denen der anderen dadurch ab, dass sie keine Stipulae am Grunde des Blattstiels haben. — Verzweigung scheint am Stamm der andern Marattiaceen, wie an dem der Ophioglosseen (und Isoëten), niemals vorzukommen. Die untere ältere Region des Stammes ist mit den Basalportionen der älteren Blattstiele bedeckt, welche die Stipulae tragen, und von denen die hier mit großen Gelenkpolstern versehenen Stiele sich bereits glatt abgetrennt haben, eine von der Stipula umrandete glatte, breite Narbenfläche zurücklassend (Fig. 205 *n*); am oberen Theil des Stammes bilden die noch lebenden Blätter eine mächtige Rosette, in deren Mitte die aus ziemlich zahlreichen jungen Blättern jedes Alters bestehende Knospe liegt (*b*, *nb*). Die in der Knospenlage nach vorn spiralig eingerollten Blätter sind von den Stipulis bis zu der Zeit, wo die Streckung des Stiels und die Entfaltung der Lamina beginnt, ganz umhüllt. Jedes zu einem Blattstiel gehörige Stipulapaar bildet nämlich, wie aus Fig. 205 *A* und *B* erhellt, eine vordere und eine hintere Kammer, die durch eine Längswand (Commissur) von einander getrennt sind; in der hinteren Kammer liegt das eingerollte Blatt, dem die Stipula selbst gehört, deren beide hintere Flügel über ihm zusammengeschlagen sind; die von den vorderen Flügeln der Stipula gebildete Kammer dagegen umhüllt den Complex aller jüngeren Blätter. Diese eigenthümlichen Stipulae bleiben nun nicht bloß während der Lebensdauer der entfalteten Blätter, sondern auch nach dem Abfallen derselben frisch, saftig, und aus ihnen können sogar Adventivknospen entstehen.

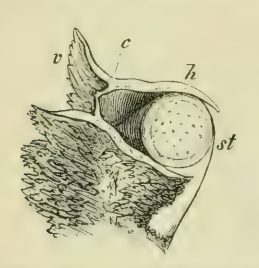


Fig. 206. Basis eines Blattstiels *st* mit der schief durchschnittenen Stipula, deren vordere Flügel mit *v*, deren hintere Flügel mit *h* bezeichnet sind; an der Grenze der Vorder- und Hinterflügel sind beide Nebenblätter durch eine Commissur *c* verbunden (natürl. Größe).

Wie Fig. 205 *A* zeigt, entspringen die Wurzeln dicht unter dem Vegetationspunkt im Stammgewebe, wie es scheint, wenigstens je eine an der Basis eines jungen Blattes [1]; von hier aus wachsen sie schief abwärts durch das saftige Parenchym des Stammes und der älteren Basalportionen der Blätter, um endlich viel tiefer unten zwischen solchen oder aus einer Blattnarbe hervorzutreten. Die Wurzeln sind nicht so zahlreich wie bei den meisten ächten Farnen, von denen sie sich auch durch ihre helle Färbung, zartere Consistenz und beträchtliche Dicke unterscheiden, Eigen-

1) Nach Holle scheint zu jedem Blatt von Marattia eine, bei Angiopteris zwei Wurzeln zu gehören.

schaften, die sie mit denen der Ophioglosseen theilen. In die Erde eingedrungen verzweigen sie sich lebhaft und zwar, wie die der andern Farne, monopodial.

Die Blätter, welche bei den kleineren Arten 1—2, bei den größten (Angiopteris) 5—10 Fuß Höhe erreichen, tragen auf einem langen sehr kräftigen, auf der Innenseite rinnigen Stiel die zusammengesetzte Lamina, die entweder einfach oder doppelt gefiedert, oder (bei Kaulfussia) handförmig getheilt ist. Wie der Hauptstiel dem Basalstück, so sind die secundären Stiele jenem, die Foliola ihrer Rachis mit einem Gelenkwulst eingefügt, ähnlich wie bei den Leguminosen.

Von den ganz nackten Ophioglosseen unterscheiden sich die Marattiaceen durch eine im Vergleich mit den ächten Farnen immerhin spärliche Behaarung.

Die Sporangien der Marattiaceen entstehen auf der Unterseite gewöhnlicher, nicht weiter metamorphosirter Laubblätter in großer Zahl; gleich denen der meisten ächten Farne sitzen sie auf den Blattnerven und zwar gewöhnlich zweireihige Sori bildend, welche die vom Mittelnerv zum Rand des Foliolums hinlaufenden Seitennerven ihrer ganzen Länge nach (Danaea) oder nur am Randtheil bedecken (Angiopteris, Marattia); bei Kaulfussia sitzen sie auf den dünnen Anastomosen zwischen jenen. Der

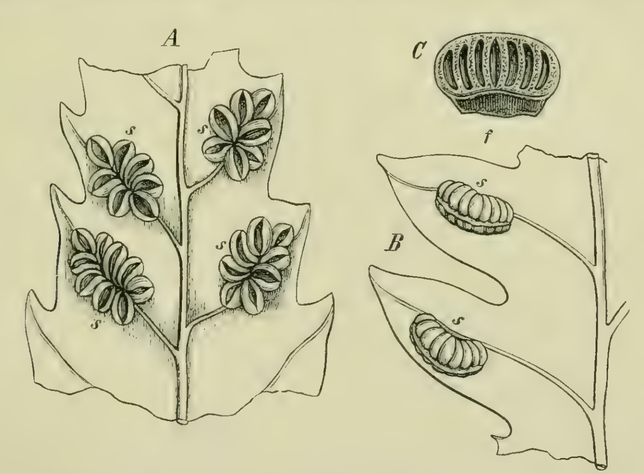


Fig. 207. *A* Unterseite des oberen Theils eines Foliolums von Angiopteris caudata mit den Sori *s s*. — *B* einige Zähne des Blattrandes von Marattia sp. mit den Sori *s s*. — *C* ein halber Sorus mit den geöffneten Sporangien (Fächern).

Sorus sitzt auf einem polsterartigen Auswuchs des Nervengewebes (dem Receptaculum). — Nur bei Angiopteris sind die einzelnen Sporangien eines Sorus unter sich frei, nicht verwachsen, eiförmig, ungestielt und bei der Reife durch einen Längsriss auf der Innenseite sich öffnend, wie Fig. 207 *A* zeigt; denkt man sich die Sporangien jeder Längsreihe im Sorus verwachsen, die beiden Reihen mit ihren Innenseiten einander adhärirend

oder selbst verschmolzen, so entsteht ein Gebilde, wie wir es bei Marattia (Fig 207, *B C*) vorfinden. Dass hier nicht etwa ein zweireihiges mehrfächeriges Sporangium vorliegt, sondern ein aus zwei Reihen seitlich mit einander verschmolzener Sporangien bestehender Sorus, zeigt sowohl die Entwicklungsgeschichte, als der Vergleich mit Angiopteris. Wie bei letzerer, so öffnet sich auch bei Marattia jedes Sporangium auf seiner Innenseite durch einen Längsspalt. — Bei Kaulfussia stehen die 8—20 Sporangien eines Sorus im Kreis geordnet und sind zu einem mehrfächerigen Kranz verschmolzen; auch sie öffnen sich auf der Innenseite durch je einen Längsriss. Etwas auffallender werden diese Verhältnisse bei Danaea, wo die verschmolzenen Sporangien zwei längere Reihen bilden, welche den sie tragenden Blattnerv seiner ganzen Länge nach bedecken, und wo jedes Fach (Sporangium) am Scheitel durch ein Loch sich öffnet. — Im Umkreis des Sorus stehen gewöhnlich flächige, gelappte Haare, welche ein Art Indusium bilden, das bei Danaea eine Art langen Napfes darstellt, in welchem der lange Sorus liegt.

Die Entwicklungsgeschichte der Sporangien verläuft bei Angiopteris und Marattia im Wesentlichen übereinstimmend. Das Receptaculum (die Placenta) entsteht als wulstartige Protuberanz aus Epidermiszellen oberhalb eines Gefäßbündels. Bei Angiopteris wölben sich auf dem Recep-

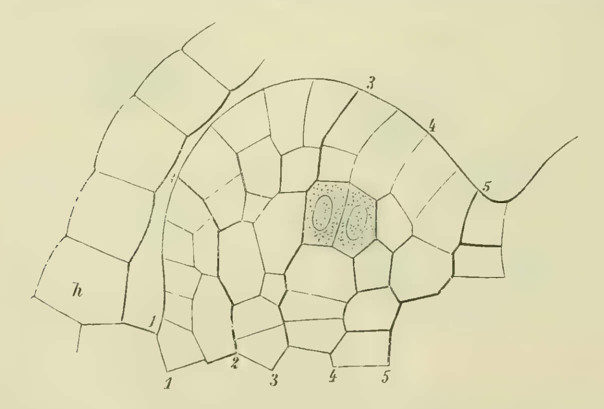


Fig. 208. Angiopteris evecta. Längsschnitt durch ein junges Sporangium. Das dunkel gehaltene Archespor hat sich durch eine Längswand getheilt. Die Sporangiumlage zeigt im axilen Längsschnitt noch die 5 Zellreihen (1—5), aus denen es hervorgegangen ist. *h* Haar.

taculum getrennt von einander zwei Reihen von Papillen hervor, deren jede aus einer Zellengruppe der Receptaculum-Oberfläche hervorgeht. Jede Papille wird zu einem der freien Sporangien des Sorus. Die hypodermale Endzelle der mittleren Zellreihe (in Fig. 208 schon durch eine Längswand getheilt) ist das Archespor, die Tapetenzellen werden von dem umgebenden Gewebe geliefert Auch von den seitlich mit einander verschmolzenen Sporangienanlagen von Marattia hat jedes ihr besonderes, ganz wie bei Angiopteris entstehendes Archespor, wodurch eben bewiesen wird, dass es sich auch

hier um zwei Reihen einzelner, seitlich mit einander verschmolzener Sporangien handelt.

Die Entwicklung der Sporen aus den Mutterzellen ist die gewöhnliche, bei einer und derselben Art kommen bilaterale (bohnenförmige) und kugeltetraedrische Sporen vor, die sich bei der Keimung gleich verhalten.

Die Wand des reifen Sporangiums ist mehrschichtig, die äußerste Wandschicht besitzt dick- oder braunwandige Zellen, ein Strukturverhältniss, das auf den am Scheitel des Sporangiums befindlichen Zellen besonders hervortritt und an den rudimentären Ring der Osmundasporangien erinnert. Wie bei Botrychium und Ophioglossum sind die an der späteren Dehiscenzstelle des Sporangiums gelegenen Zellschichten der Außenwand dünnwandiger als bei andern. Bei Danaea öffnet sich jedes Sporangium bei seiner Reife auf dem Scheitel mit einem Loch.

Gewebeformen. Als eine Besonderheit der Epidermis sind die außerordentlich großen, weitgeöffneten Stomata der Blätter von Kaulfussia anzuführen, die zwar in gewohnter Weise entstehen, später aber durch die außerordentliche Größe der Spalte und die einen schmalen Ring bildenden Schließzellen auffallen, welche von 2—3 Lagen von Epidermiszellen, die ebenfalls ringförmig geordnet, umgeben sind (Lürssen).

Im parenchymatischen Grundgewebe der Blätter fand Lürssen an den die Intercellularräume begrenzenden Wandflächen Auswüchse, welche in die Zwischenräume hineinragen; sind diese klein, so sind die Auswüchse Buckeln oder Zapfen, in weiteren Räumen verlängern sie sich zu langen dünnen Fäden, welche ganz solid sind und aus cuticularisirter Zellhautsubstanz bestehen; große Intercellularräume sind ganz durchwebt mit diesen Fäden, die Lürssen bei Kaulfussia, Danaea, Angiopteris, Marattia fand. — Das Grundgewebe bildet in den Blättern zwar sklerenchymatische Schichten und Stränge, denen aber die Härte und dunkle Färbung des Farnsklerenchyms fehlt, nur Danaea stimmt in dieser Beziehung mit den übrigen Farnen überein; in den Gelenkpolstern werden diese Gewebe collenchymatisch. — Lange Züge von Gerbstoffschläuchen durchziehen alle Theile des Grundgewebes, Gummigänge sind im dünnwandigen Parenchym zerstreut. Im Stamm von Angiopteris, den Sachs untersucht hat, fehlt das Sklerenchym, ein weitzelliges dünnwandiges Parenchym bildet die Grundmasse, in welcher sehr zahlreiche Gerbstoffzellen mit rothem Saft und große Gummigänge vertheilt sind, deren Inhalt, wenn man ein Stammstück im Wasser liegen lässt, dieses mit einer dicken Schicht gallertartigen Schleims überzieht.

Die Gefäßbündel der Blätter sowohl wie die im Stamm sind denen der Farne ähnlich: ein centrales aus weiten leiterförmig verdickten Tracheiden bestehendes Xylem ist von einer Phloëmschicht rings umgeben, im Blatt sind die Stränge (von Angiopteris) vorwiegend bandförmig, im Stamm von kreisrundem Querschnitt. Die sonst gewöhnliche, zumal den Farnen zukommende, einschichtige Strangscheide mit welligen Längswänden fehlt den Gefäßbündeln sowohl im Blatt wie im Stamm; in der Wurzel dagegen ist sie vorhanden und aus großen Zellen gebildet[1]). —

Der Vegetationspunkt des Stammes ist schwach gewölbt, er besitzt nach Holle

---

1) Harting hat die das Stammparenchym durchziehenden Wurzeln (Fig. 205 *A w*) als Gefäßbündel des Stammes beschrieben und auf Tafel VII, Fig. 3 und 4 der Monographie der Marattia abgebildet; den Bau der eigentlichen Stammgefäßbündel hat er gar nicht untersucht; es ist nöthig, diesen Fehler deshalb hervorzuheben, weil Russow, auf Harting gestützt, den Stammsträngen eine Strangscheide («Schutzscheide») zuschreibt, die aber nur den im Stamm verlaufenden Wurzeln zukommt.

eine einseitige langgestreckte Scheitelzelle. Eine solche kommt nach ihm auch den schwächeren Wurzeln zu. Nach SCHWENDENER[1]) zeigt ein Medianschnitt einer Marattiawurzel zwei Scheitelzellen, die rechts und links von der Medianebene liegen. Von diesen beiden Zellen werden durch perikline Wände einerseits Segmente für die Wurzelhaube (nach oben), andererseits solche für den Wurzelkörper abgeschnitten, außerdem finden von Zeit zu Zeit Längstheilungen derselben statt. Die Querschnittansicht der Scheitelkuppe zeigt, dass im Ganzen vier solcher Scheitelzellen um das Centrum gruppirt sind.

II. Die Equisetinen.

A. Homospore Equisetinen: Equisetaceen (Schachtelhalme)[2]).

1) Geschlechtliche Generation, Prothallium. Die soeben gereiften Sporen der Equiseten (die ihre Keimfähigkeit nur wenige Tage behalten) zeigen,. auf Wasser oder feuchten Boden gesäet, die ersten Vorbereitungen zur Keimung schon nach wenigen Stunden; im Verlauf einiger Tage entwickelt sich das Prothallium zu einem mehrzelligen Lappen, dessen weiteres Wachsthum indessen sehr langsam fortschreitet. — Die mit einem Zellkern und Chlorophyllkörnern versehene Spore vergrößert sich mit beginnender Keimung, wird birnförmig, sprengt das Exospor und

1) Über Scheitelwachsthum mit mehreren Scheitelzellen. Sitzber. der Ges. naturf. Freunde in Berlin. 1879.

2) Betr. der Calamiten s. u.

1) G. W. BISCHOFF: Die kryptogamischen Gewächse. Nürnberg. 1828. — W. HOFMEISTER: Vergl. Unters. 1851. — Derselbe: Über die Keimung der Equiseten (Abh. d. Kgl. Sächs. Ges. d. Wissensch. 1855. IV, 168). — Derselbe: Über Sporenentwicklung der Equiseten. Jahrb. f. wissensch. Bot. III, 283. — THURET in Ann. des sciences nat. 1851. XVI, 31. — SANIO: Über Epidermis und Spaltöffn. der Equis. Linnaea, Bd. 29, Heft 4. — C. CRAMER: Längenwachsthum und Gewebebildung bei Equ. arvense und sylvaticum. Pflanzenphys. Unters. von NAEGELI und CRAMER. III. 1855. — DUVAL-JOUVE: Histoire naturelle de Equisetum. Paris 1864. — H. SCHACHT: Die Spermatozoiden im Pflanzenreich. Braunschweig 1864. — REES: Entwicklungsgesch. der Stammspitze von Equis. Jahrb. f. wiss. Bot. 1867. VI, 209. — MILDE: Monographia equisetorum in Nova acta Acad. Leop. Carolinae. XXXV. 1867. — NAEGELI und LEITGEB: Entstehung u. Wachsthum der Wurzeln. Beitr. zur wissensch. Bot. von NAEGELI. Heft IV. München 1867. — PFITZER: Über die Schutzscheide. Jahrb. f. wissensch. Bot. VI. 297. — RUSSOW: Vergl. Unters. über die Leitbündelkrypt. Petersburg 1872. p. 41. — JANCZEWSKI: Über die Archegonien. Bot. Ztg. 1872. p. 420. — Van TIEGHEM: Über Wurzeln, in Ann. des soc. nat. 5. série T. XIII. — JANCZEWSKI, Recherches sur le développement des bourgeons dans les Prêles. Mém. de la société nat. des scienc nat. de Cherbourg. T. XX. 1876. — FAMINTZIN: Über Knospenbildung bei Equiseten. Bulletin de l'Acad. des scienc de St. Petersbourg. p. XXII. 1876. — SADEBECK: Über die Keimung und Embryobildung. In SCHENK: Handb. d. Bot. I. Bd. p. 174, 183, 221. — GOEBEL: Beitr. zur vergl. Entwicklungsgeschichte der Sporangien. Bot. Ztg. 1880—81. — Über die Spermatozoiden: STRASBURGER in der Jen. Zeitschr. Bd. X. p. 401 ff. und Zellbildung und Zelltheilung, III. Aufl. p. 96. — SADEBECK: Die Entwicklung des Keimes der Schachtelhalme, PRINGSHEIM's Jahrb. Bd. XI. und Encykl. der Nat.-W. Bd. I.

theilt sich in zwei Zellen, deren eine kleinere fast nur farblosen Inhalt in sich aufnimmt und bald zu einem langen hyalinen Wurzelhaar auswächst (Fig. 209 *I*, *II*, *IIIw*), während die vordere größere die sich durch Theilung mehrenden Chlorophyllkörner der Spore in sich aufnimmt und unter weiteren Theilungen den an der Spitze fortwachsenden, sich bald verzweigenden ersten Prothalliumlappen erzeugt (*III—IV*). — Die Zellenvermehrung ist dabei eine anscheinend sehr unregelmäßige: schon die ersten Theilungen sind verschieden: bald ist die erste Wand in der chlorophyllhaltigen Zelle wenig geneigt gegen die Längsaxe des Pflänzchens (bei E. Telmateja zuweilen dichotomirend), und die beiden so entstandenen Zellen wachsen zu gesonderten Schläuchen aus; in anderen Fällen dagegen wächst diese Zelle in einen längeren Schlauch aus, dessen Scheiteltheil durch eine Querwand abgeschnitten wird (zuweilen bei C. arvense).

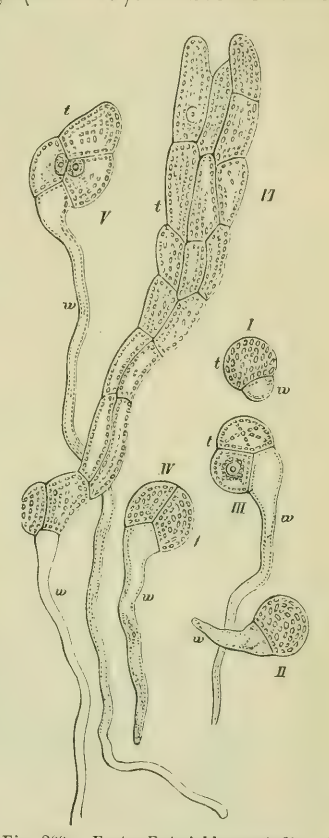


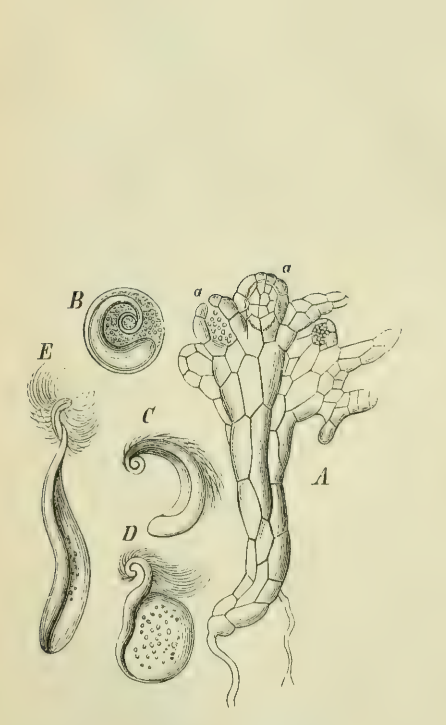
Fig. 209. Erste Entwicklungsstadien des Prothalliums von Equisetum Telmateja; *w* überall das erste Wurzelhaar, *t* die Anlage des Thallus; Entwicklungsfolge nach Nummern *I—VI*. (Vergr. ungef. 200).

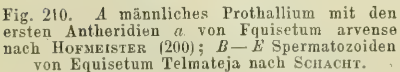
Im Verlaufe des Wachsthums bilden sich Zellflächen. Durch Ausstülpung seitlicher Zellen werden Verzweigungen angelegt, die dann in ähnlicher Weise fortwachsen; dabei findet beständige Vermehrung der Chlorophyllkörner durch Theilung in den sich vermehrenden Zellen statt. Die jungen Prothallien sind bei E. Telmateja gewöhnlich schmal, bandartig, aus einer Zellschicht gebildet. Die älteren Prothallien sind bei anderen Arten und wohl auch bei jener unregelmäßig lappig verzweigt, einer der Lappen gewinnt eher oder später die Oberhand, wird dicker, fleischig mehrschichtig und treibt auf seiner Unterseite Wurzelhaare.

Die Prothallien der Equiseten sind vorwiegend diöcisch; die männlichen bleiben kleiner und erreichen einige Millimeter Länge, nur an spät erscheinenden Sprossen bilden sie in Ausnahmefällen Archegonien (Hofmeister); die weiblichen werden viel größer (bis $^1/_2$ Zoll); Hofmeister vergleicht sie mit dem Thallus von Anthoceros punctatus, Duval-Jouve mit einem krausen Endivienblatt. Nach Sadebeck können an den Lappen der weiblichen Prothallien später auch Antheridien entstehen. Wahrscheinlich sind auch hier die männlichen Prothallien solche, die nicht genügend ernährt worden sind, darauf weist wenigstens die erwähnte Beobachtung

Hofmeisters hin, dass sie später auch Archegonien bilden können (vgl. pag. 219). Diese Angaben beziehen sich vorzugsweise auf E. arvense, limosum, palustre; nach Duval-Jouve sind die Prothallien von E. Telmateja und sylvaticum breiter und weniger verzweigt, die von ramosissimum und variegatum mehr schmächtig und verlängert.

Die Antheridien entstehen am Ende oder am Rande des größeren Lappens des männlichen Prothalliums. Die Scheitelzellen der Hüllschicht des Antheridiums enthalten wenig oder gar kein Chlorophyll, sie weichen




Fig. 210. *A* männliches Prothallium mit den ersten Antheridien *a* von Fquisetum arvense nach Hofmeister (200); *B*—*E* Spermatozoiden von Equisetum Telmateja nach Schacht.

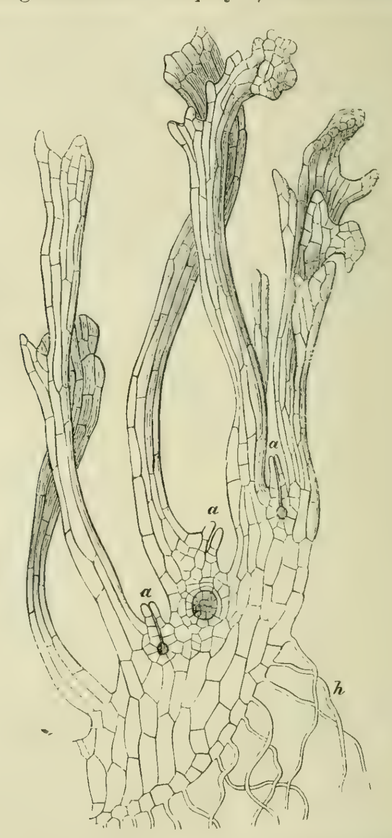


Fig. 211. Senkrecht durchschnittener Lappen eines starken weiblichen Prothalliums von Equisetum arvense nach Hofmeister; bei *a a a* zwei fehlgeschlagene und ein befruchtetes Archegonium; *h* Wurzelhaare (Vergr. ungef. 600).

(ähnlich wie bei den Lebermoosen) bei Wasserzutritt aus einander, um die noch in Bläschen eingeschlossenen Spermatozoiden, deren Zahl 100—150 ist, zu entlassen. Von den zwei bis drei Windungen des Spermatozoids, welches hier größer ist, als bei anderen Kryptogamen, trägt die hintere dickere einen Anhang auf der Innenseite; es ist derselbe wie bei den Spermatozoiden der Farnkräuter eine Blase, in welcher Stärkekörnchen und Saft

enthalten sind (vergl. die Farne und Isoëten). Die Spermatozoidmutterzellen gehen hervor aus der Theilung der einen centralen Zelle des jungen Antheridiums.

Die Archegonien entstehen aus einzelnen, oberflächlichen Zellen des meristematischen Vorderrandes der dickfleischigen Lappen des weiblichen Prothalliums; indem der Thallus unter ihnen fortwächst, kommen sie, ähnlich wie bei Pellia, auf seine Oberseite zu stehen. Ihre Richtung ist also der der homosporen Farne entgegengesetzt: der Archegonienhals sieht nach oben. Die Entwicklung aber stimmt ganz mit der der Filicineen überein, nur durchzieht die Halskanalzelle nicht die ganze Halslänge. Die vier oben langen Halszellen biegen sich, wenn der Halskanal sich öffnet, halbkreisförmig radial nach außen, einem vierarmigen Anker ähnlich.

2) Entwicklung der sporenbildenden Generation, des Schachtelhalms. Theilungen und Organanlage im Embryo erfolgen (nach Sadebeck) auch hier in einer mit den Filicineen übereinstimmenden Weise. Die erste Wand, die Basalwand, verläuft hier annähernd quer zur Archegonienaxe. Dann erfolgt die Octantentheilung durch das Auftreten der auf der Basalwand rechtwinkligen Transversal- und Medianwand. Von den vier Quadranten, welche in der obern, epibasalen Hälfte liegen, liefert einer die Stammanlage mit dreiseitig pyramidaler Scheitelzelle, zwei andere den einen, der letzte Octant den zweiten Cotyledon. Diese Cotyledonen treten aber nicht als gesonderte Blätter hervor, da sie sehr früh schon mit dem ersten, vom Stammscheitel gebildeten Blatte zu einem Ringwall verwachsen. — Wurzel und Fuß entstehen aus der hypobasalen Embryohälfte ganz analog wie bei den Filicineen.

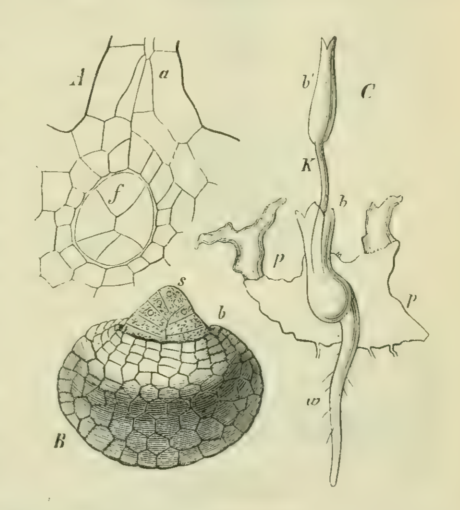


Fig. 212. Entwicklung des Embryos von Equisetum arvense nach Hofmeister; *B* frei präparirter älterer Embryo; *b* erste Blattanlage (verwachsen aus den beiden Cotyledonen und dem ersten Stammblatt), *s* Scheitel des ersten Sprosses (200); *C* senkrechter Durchschnitt eines Prothalliumlappens *pp* mit einem jungen Schachtelhalm, dessen erste Wurzel *w*, dessen Blattscheiden *b b'* sind (10mal vergr.).

Der erste, Blätter tragende Spross wächst aufwärts und bildet 10—15 Internodien mit dreizähnigen Scheidenblättern; bald erzeugt er an seiner Basis einen neuen stärkeren Spross mit vierzähnigen Scheiden (E. arvense, pratense, variegatum, Hofmeister), der seinerseits neuen Sprossgenerationen den Ursprung giebt, die immer dickere Stengel und zahlreichere Scheidenzähne entwickeln; zuweilen schon der dritte oder einer der folgenden Sprosse dringt abwärts in den Boden ein, um das erste perennirende

Rhizom zu bilden, welches nun seinerseits von Jahr zu Jahr neue unterirdische Rhizome und aufstrebende Laubsprosse erzeugt.

Um das Verständniss des Wachsthums des Stammes und der Blätter zu erleichtern, ist es nöthig, zuvor einen Blick auf ihre Architektur im fertigen Zustand zu werfen. Jeder Equisetenspross besteht aus einer Reihe meist hohler, an ihrer Basis durch eine dünne Querwand (Diaphragma) geschlossener Axenglieder (Internodien), deren jedes oben in eine das nächste Internodium umfassende Blattscheide übergeht, die ihrerseits am oberen Rande in drei, vier, meist mehr Zipfel sich spaltet; aus jedem Scheidenzipfel läuft ein Gefäßbündel in das Internodium hinab, geradlinig bis zum nächstälteren Knoten, parallel mit den übrigen Strängen desselben Internodiums; am unteren Ende spaltet sich jeder Strang in zwei kurze, divergirende Schenkel, durch welche er sich mit den zwei benachbarten Strängen des nächst untern Internodiums, da wo sie aus ihren Scheidenzipfeln in dieses hinabsteigen, verbindet; die Stammglieder und ihre Quirle (Blattscheiden) alterniren nämlich, und da in jedem Glied die Anordnung der Stränge, Blattzipfel, vorspringenden Längsleisten und Thäler (Rillen) genau regelmäßig im Querschnitt sich wiederholt, so treffen immer die Bildungen eines Gliedes in die Zwischenräume der homologen Bildungen des nächst oberen und nächst unteren Gliedes. Zeigt das Internodium auf seiner Oberfläche vorspringende Längsleisten, so läuft je eine solche aus der Spitze jedes Blattzipfels, parallel mit den anderen, bis zur Basis des Internodiums hinab; zwischen je zwei Blattzipfeln beginnt eine Rille oder Rinne, die sich ebenfalls bis zur Basis des Internodiums fortsetzt. Die vorspringenden Leisten liegen auf denselben Radien, wie die Gefäßbündel, deren jeder einen Luftraum (Carinalhöhle) enthält; die Thäler oder Rinnen liegen auf denselben Radien mit den Lacunen des Rindengewebes (die zuweilen fehlen) und alterniren mit den Gefäßbündeln. — Die Zweige und Wurzeln entspringen ausschließlich innerhalb der Basis der Blattscheide. Wie diese

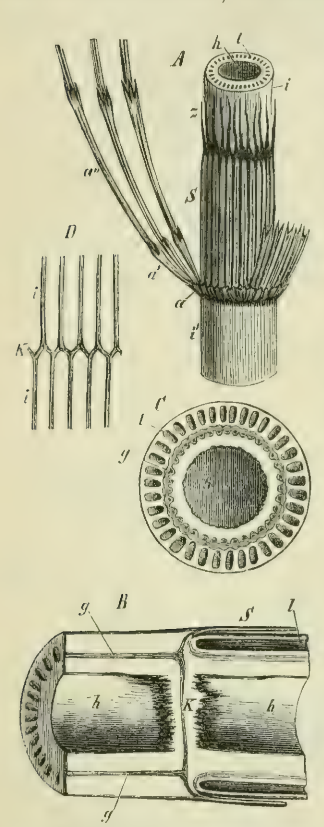


Fig. 213. Equisetum Telmateja; *A* Stück eines aufrechten Stammes in nat. Gr. *i*, *i'* Internodien, *h* Centralhöhle derselben, *l* Lacunen der Rinde, *S* Blattscheide, *z* deren Gipfel, *a*, *a'* *a''* die unteren Glieder dünner Laubsprosse. — *B* Längsschnitt eines Rhizoms etwa 2mal vergrößert; *k* Querwand zwischen den Höhlungen *h h*, *g* Gefäßbündel, *l* Rindenlacunen, *S* Blattscheide. — *C* Querschnitt eines Rhizoms, etwa 2mal vergr.; *g* und *l* wie vorhin. — *D* Gefäßbündelverbindungen *k* eines oberen und eines unteren Internodiums *i*, *i'*, bei *K* der Knoten.

ein Quirl ist, so sind auch Zweige und Wurzeln in Quirlen geordnet. Die Zweige sind scheinbar endogener Entstehung, sie entspringen im Innern des Basalgewebes der Blattscheide, auf einem Radius des Stammes, der zwischen die Gefäßbündel, also auch zwischen die Blattzipfel der Scheide trifft; unter jeder Zweigknospe kann eine Wurzel entstehen; beide durchbrechen die Blattscheide an ihrer Basis. — In diesen Verhältnissen

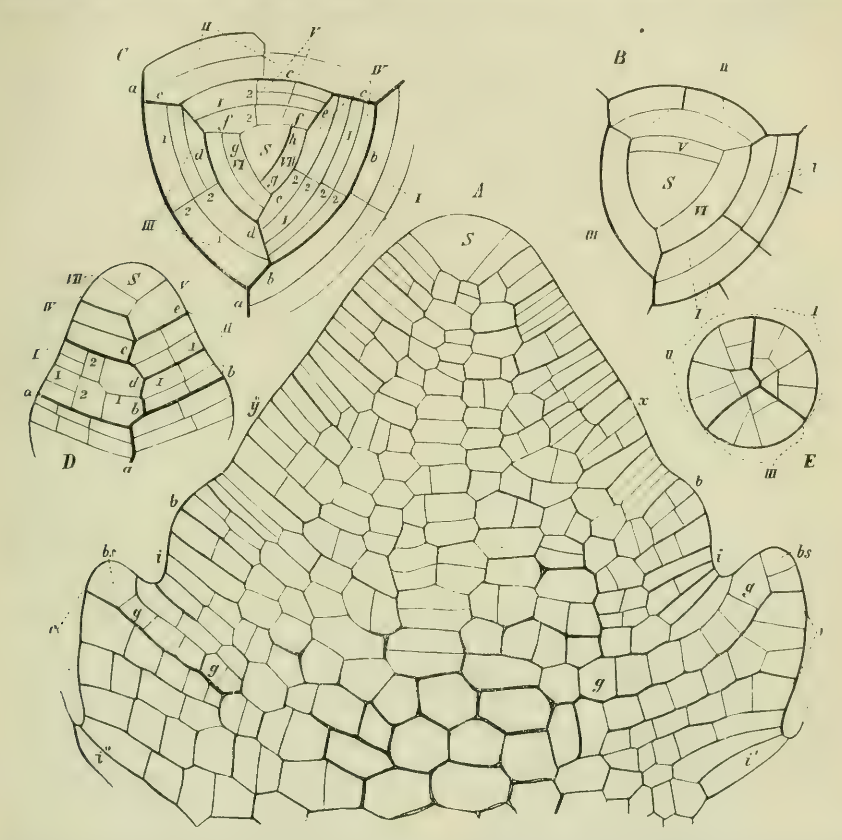


Fig. 214. *A* Längsschnitt des Stammendes einer unterirdischen Knospe von Equisetum Telmateja; *S* Scheitelzelle; *xy* erste Andeutung eines Ringwalles zur Blattbildung, *b b* ein älterer solcher; *bs bs* die Scheitelzellen eines schon stark hervorgetretenen Blattwulstes; *rr* Anlage des Rindengewebes der Internodien, *gg* Zellreihen, aus denen das Blattgewebe und dessen Gefäßbündel hervorgeht; *i i* die unteren Zellschichten der Segmente, die sich an der Blattbildung nicht betheiligen (nach der Natur). — *B* Horizontalprojektion der Scheitelansicht eines Stammes von Equisetum Telmateja; *S* Scheitelzelle, *I—V* die successiven Segmente, die älteren weiter getheilt. — *C*, *D*, *E* nach Cramer; *C* Horizontalprojektion der Scheitelansicht von Equisetum arvense; *D* optischer Längsschnitt eines sehr schmächtigen Stammendes; *E* Querschnitt des Stammendes nach dem Auftreten der Sextantenwände und ersten Tangentialwände. Die römischen Ziffern bezeichnen die Segmente, die arabischen die in ihnen auftretenden Wände ihrer Reihenfolge nach, die Buchstaben die Hauptwände der Segmente.

stimmen alle Stammglieder überein, sie mögen als unterirdische Rhizome, als Knollen, als aufstrebende Stengel, als Laubzweige oder als Sporangienstände entwickelt sein.

Das von zahlreichen jüngeren Blattscheiden umhüllte Stammende gipfelt in einer großen Scheitelzelle, deren obere Wandung kugelig gewölbt

ist, während sie nach unten und seitlich von drei fast planen Wänden begrenzt wird; die Scheitelzelle hat somit die Form einer dreiseitigen Pyramide, deren aufwärts gekehrte Basalfläche ein beinahe gleichseitiges sphärisches Dreieck ist. Die Segmente werden durch Wände abgeschnitten, welche den schiefen Seiten der Scheitelzelle, d. h. den jüngsten Hauptwänden der Segmente parallel sind; die schraubenlinig nach $^1/_3$ geordneten Segmente liegen zugleich in drei geraden Reihen. — Jedes Segment hat die Form einer dreiseitigen Tafel mit einer oberen und unteren dreiseitigen Hauptwand, einer rechts und einer links liegenden vierseitigen Seitenwand und einer äußeren gekrümmten vierseitigen Wand. Jedes Segment theilt sich zunächst durch eine den Hauptwänden parallele (antikline) Wand (Halbirungswand) in zwei gleiche auf einander liegende Tafeln von der halben Höhe des Segments; dann wird im regelmäßigsten Falle jede Segmenthälfte durch eine beinahe radiale, senkrechte Wand (Sextantenwand) nochmals halbirt; das Segment besteht nun aus vier Zellen, von denen zwei über einander liegende bis ins Centrum reichen, die zwei anderen nicht, weil die Sextantenwand nicht eigentlich radial steht, sondern im Innern an eine der Seitenwände des Segmentes (an die anodische Wand) sich ansetzt (Fig. 214, *E*). In den vier Zellen jedes Segments folgen nun noch ohne strenge Regel Theilungen parallel den Haupt- und Seitenwänden, und bald treten auch perikline Theilungen ein, wodurch das Segment in Innen- und Außenzellen zerfällt, in denen nun weitere Theilungen erfolgen; jene liefern das Mark, welches bei der Streckung des Stammes bis an die Querwand an der Basis jedes Internodiums bald zerstört wird, diese erzeugen die Blätter und das gesammte Gewebe der hohlen Internodien. — Die Segmente sind, wie erwähnt, ihrer Anlage nach in einer Schrauben-

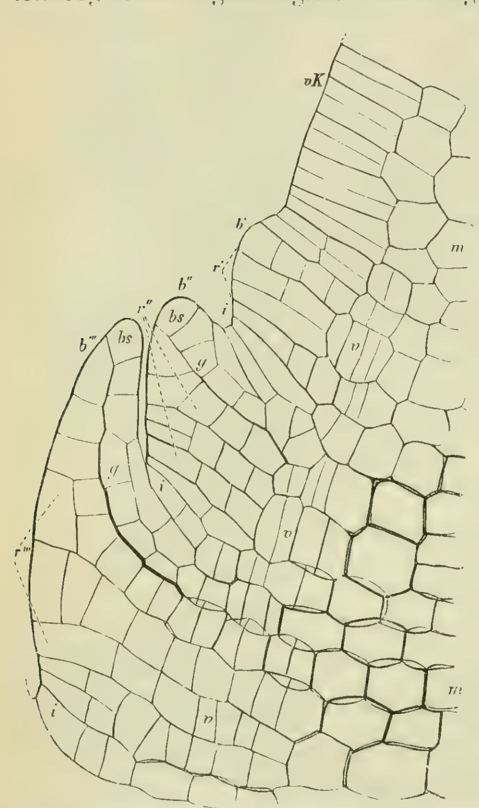


Fig. 215. Equisetum Telmateja, linke Hälfte eines radialen Längsschnittes unterhalb des Scheitels einer unterirdischen Knospe (im September); *vK* unterer Theil des Vegetationskegels; *b'*, *b''*, *b'''* Blätter, *bs* deren Scheitelzellen; *r'*, *r''*, *r'''* Rindengewebe der entsprechenden Internodien; *m*, *m* Mark; *r v v* Verdickungsring; *g g* Zellschicht, aus welcher das Gefäßbündel des Blattzipfels entsteht; *i* Zweigscheitelzelle.

linie nach $^1/_3$ geordnet, und da jedes Segment ohne Ausnahme (wie bei den Moosen) ein Blatt oder doch einen Theil einer Blattscheide erzeugt, so müssten auch die Blätter der Equiseten einer den Stamm umlaufenden Schraubenlinie eingefügt sein: das ist nun in der That zuweilen so bei abnormem Wachsthum; bei normalem Wuchs aber findet schon frühzeitig eine kleine Verschiebung statt, der Art, dass immer drei Segmente, welche einen Umlauf bilden, sich zu einer Querscheibe des Stammes anordnen, wobei ihre Außenflächen eine Ringzone darstellen. So entsteht also durch verschiedenes Wachsthum der Segmente in der Längsrichtung aus jedem Umlauf der Wendeltreppe, welche durch die Segmente dargestellt wird, die Anlage eines Quirls, der somit streng genommen ein unächter, weil durch nachträgliche Verschiebung entstandener Quirl ist[1]. — Jeder Segmentquirl bildet nun eine Blattscheide und das darunter liegende Internodium des Stammes. Während der Anordnung dreier Segmente in eine Querscheibe finden die oben erwähnten Theilungen in ihnen statt, wobei jedes Segment in einen vier- bis sechsschichtigen Zellkörper übergeht. Sobald ihr Umfang eine Querzone bildet, beginnt die Entwicklung der Blattanlage durch das Wachsthum der Außenzelle der Segmente; sie bilden einen Ringwall; eine der oberen Zellschichten des Segments tritt am stärksten nach außen vor, bildet den Scheitel (die kreisförmige Scheitellinie) des Walles (*bs* in Fig. 214, 215*b'*), und ihre am meisten nach außen liegenden Zellen theilen sich durch abwechselnd der Stammaxe zu- und abgeneigte Wände, während die kreisförmige Scheitellinie sich immer mehr erhebt und so der Ringwall selbst zu einer das Stammende umhüllenden Scheide wird. Dieselbe Zellschicht,

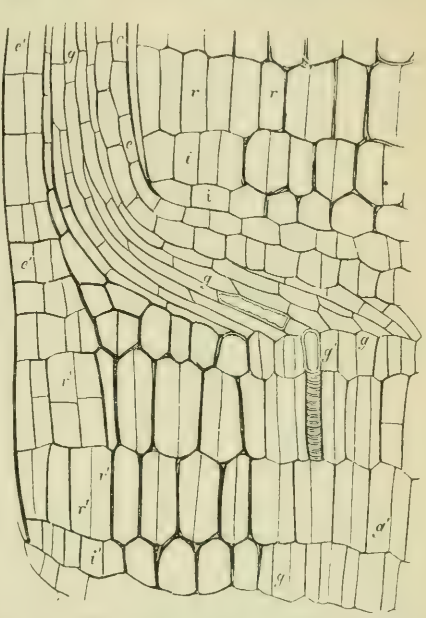


Fig. 216. Wie die vorige Figur, aber tiefer unter dem Scheitel; zeigt die weiter fortgeschrittene Differenzirung von Blattscheide und Internodium; *rr* Rinde des oberen, *r' r' r'* die des unteren Internodiums; *ι ι* die innere, *e' e'* die äußere Epidermis der Blattscheide; *g g* der dem Blatt angehörige Schenkel des Gefäßbündels, *g' g' g'* der dem Internodium angehörende absteigende Schenkel desselben; wo sie zusammentreffen, entsteht das erste Ringgefäß.



Fig. 217. Außenansicht dreier Zipfel einer jungen Blattscheide von Equisetum Telmateja.

1) Vgl. das oben über die Blattentwicklung der Keimpflanzen Gesagte.

deren äußerste Zellen die Scheitellinie des Ringwalles darstellen, bildet im Innern der Scheide ein Theilungsgewebe, in welchem die Gefäßbündel der Blattscheide entstehen. Die unteren Zellschichten des Segmentquirls wachsen nur wenig nach außen und oben, theilen sich durch senkrechte, später lebhaft durch quere Wände und liefern so das Gewebe des Internodiums, welches in das Blattgewebe continuirlich übergeht; eine innerhalb liegende hohlcylindrische Schicht dieses Gewebes (Fig. 215 *vv*) zeichnet sich durch zahlreiche Längstheilungen aus, sie bildet einen Meristemring (oder Verdickungsring im Sinne SANIO's), in welchem die senkrecht absteigenden Gefäßbündel des Internodiums angelegt werden; die letzteren bilden die Verlängerungen der Stränge der Blattzipfel, mit denen sie wie Fig. 216 *g*, *g'* zeigt, in einem stumpfen Winkel zusammentreffen und dann bogenförmig zur Bildung gemeinsamer Stränge verschmelzen. Die außerhalb dieses die Stränge erzeugenden Meristemringes liegenden Zellschichten erzeugen die Rinde des Internodiums, zwischen ihren Zellen treten bald luftführende Interstitien auf. — Auf der Scheitellinie des Ringwalles, der eine Blattscheide bildet, treten schon frühzeitig an mehreren regelmäßig vertheilten Punkten die Anlagen der Blattzähne (Schei-



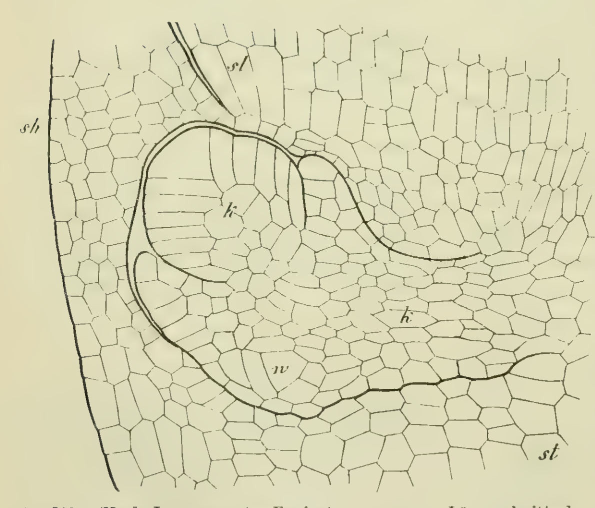


Fig. 218. (Nach JANCZEWSKI). Equisetum arvense, Längsschnitt durch Stammvegetationspunkte. *sh* Blattscheide, *st* Stamm, *k* Knospenanlage. In der Figur oben hat die Scheitelzelle der Knospe erst wenige Segmente gebildet, von denen zwei sichtbar sind. Unten ist die Seitenknospe beträchtlich herangewachsen, sie ist von der Blattscheide und dem Stammgewebe (*st*) überwölbt. Bei *w* Wurzelanlage der Seitenknospe.

denzähne) als Protuberanzen hervor, deren jede in ein oder zwei Scheitelzellen endigt (Fig. 217)[1].

Eigenthümlich ist die Stellung der Seitenknospen, die früher zu der Ansicht Veranlassung gab, dass die Verzweigung der Equiseten eine endogene, aus Zellen des Stamminnern erfolgende sei. Die Äste stehen an den Stellen, welche senkrecht unter dem Winkel zwischen je zwei Scheidenzähnen liegen, sie alterniren also mit diesen.

Die Astanlagen gehen hervor aus Einer Oberflächenzelle des Stammvegetationspunktes, die immer einer Rinne der Blattscheide, nie einer Rippe derselben gegenüberliegt. Schon die ersten drei Theilungen der Zweigmutterzelle sind (wie SACHS fand und JANCZEWSKI bestätigte) nach drei Richtungen so geneigt, dass dadurch sofort eine dreiseitig pyramidale Scheitelzelle zu Stande kommt, die ersten drei Theilungen bilden also die ersten drei Segmente. Schon sehr früh wird aber die Knospenanlage von dem wuchernden Gewebe der Blattscheide eingeschlossen, und da die Blattscheidenwucherung oberhalb der Knospenanlage mit der Stammoberfläche verwächst, so wird die Knospe ganz von Gewebe umschlossen und bietet so den Anschein endogenen Ursprungs (Fig. 218). Seitliche Knospen der Rhizome von E. Telmateja und arvense im Spätherbst oder zeitigen Frühjahr längs durchschnitten, zeigen gewöhnlich alle Entwicklungsgrade der Knospen: nachdem sie mehrere Blattwülste gebildet haben, ihr Scheitel von einer festen Blätterhülle bedeckt ist, durchbrechen sie die Basis der Blattscheiden. Sie können auch längere Zeit ruhen, wie der Umstand zeigt, dass Knospen hervorbrechen, wenn die unterirdischen Knoten aufstrebender Stämme dem Lichte ausgesetzt werden. Man darf annehmen, dass der Anlage nach immer so viel Knospen

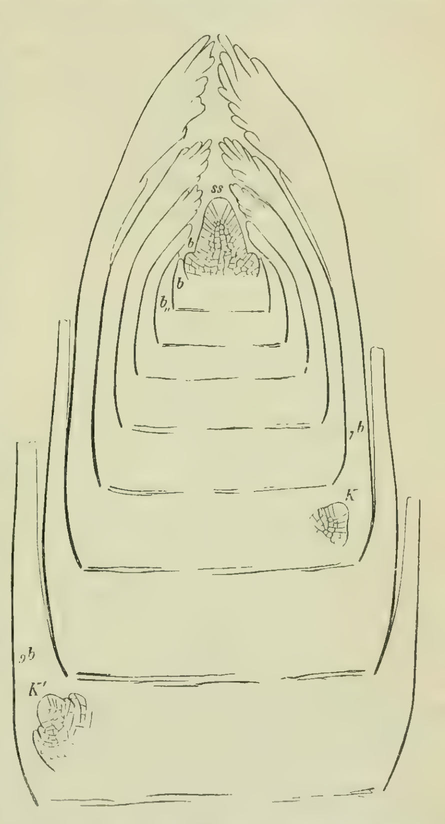
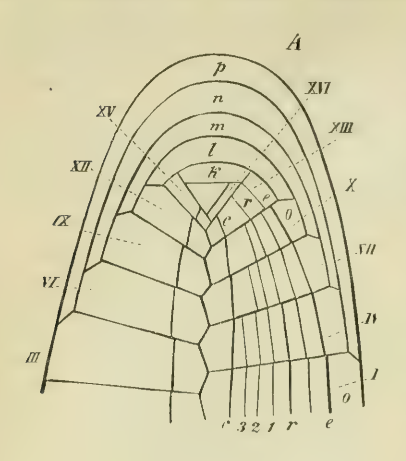


Fig. 219. Längsschnitt durch eine unterirdische Knospe von Equisetum arvense; *ss* Scheitelzelle des Stammes; *b* bis *9b* die Blätter; *K*, *K'* zwei Knospen; die Querlinien im Stamm deuten die Lage der Diaphragmen an.

---

1) Über die ursprüngliche Zahl und spätere Vermehrung der Scheidenzähne u. s. w. vgl. HOFMEISTER und REES a. a. O.

wie Scheidenzähne vorhanden sind: an den aufrechten Laubstämmen von E. Telmateja, arvense u. a. gelangen sie auch sämmtlich zur Ausbildung, sie erzeugen die dünnen, zahlreichen, grünrindigen Belaubungssprosse dieser Arten; bei anderen Arten ist die Zweigentwicklung spärlicher, manche, wie E. hiemale, bilden gewöhnlich gar keine oberirdischen Seitensprosse, wohl aber, wenn die Endknospe des Halmes beschädigt wird, wo dann der nächst untere Knoten aussprosst. An den Rhizomen treten sie meist nicht als vollzählige Quirle hervor, sondern zu zwei bis drei, dafür aber desto kräftiger, um entweder neue Rhizome oder aufstrebende Stämme zu bilden. Da in den erstgenannten Fällen die Anlegung der Knospen in streng akropetaler Folge, der Blattbildung entsprechend, fortschreitet, so darf man annehmen, dass in solchen Fällen, wo die Sprosse erst später durch zufällige Verhältnisse hervorgelockt werden, ihre Knospen im Innern bis dahin geruht haben.



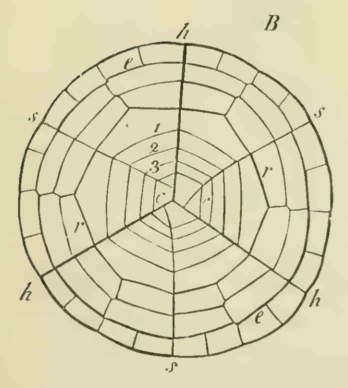


Fig. 220. Schema der Zelltheilungsfolgen in der Wurzelspitze von Equisetum hiemale nach Naegeli und Leitgeb. (Dieses Schema gilt der Hauptsache nach auch für die Farne und für Marsilia). — *A* Längsschnitt, *B* Querschnitt am unteren Ende von *A*. — *h*, *h*, *h* sind die Hauptwände, *s*, *s*, *s* die Sextantenwände der Segmente, die ihrerseits in *A* mit *I—XVI* bezeichnet sind; *k*, *l*, *m*, *n*, *q* die Kappen der Wurzelhaube mit Weglassung aller weiteren Theilungen; im Wurzelkörper bedeutet *cc* die Cambiumwände, durch welche der primordiale Gefäßstrang von der Rinde geschieden wird; *e* die Grenzwand zwischen Epidermis (*o*) und Rinde (Epidermiswand); *r*, *r* Grenzwand zwischen äußerer und innerer Rinde (Rindenwand); 1, 2, 3 die auf einander folgenden periklinen Wände, durch welche die innere Rinde mehrschichtig wird (mit Weglassung der radialen Theilungen).

Die Wurzeln entstehen in Quirlen, je eine unmittelbar unter einer Knospe, doch kommen auch sie nicht immer zur Entwicklung, können aber selbst an oberirdischen Knoten durch Feuchtigkeit und Dunkelheit hervorgerufen werden, und zwar entspringen die Wurzeln aus den Seitenknospen, die an den Knoten stehen (vgl. Fig. 220). Die Scheitelzelle der Wurzel zeigt sich im untern Theil der Seitenknospen, und bei Equis. arvense giebt es keine anderen Adventivwurzeln als die hier gebildeten. An den unterirdischen Stammtheilen gehen die Knospenanlagen, nachdem sie eine Wurzel erzeugt haben, gewöhnlich zu Grunde. Bei Equisetum limosum finden sich im untern Theil des Stammes in dem Rhizom keine Zweiganlagen, sondern nur Wurzeln (1—6) entwickelnde (rhizogene nach Janczewski)

Knospen, neben einigen andern, die sich zu kräftigen Zweigen oder Stengeln entwickeln. Bei diesen wurzelerzeugenden Knospen ist also der Zweigvegetationspunkt verkümmert.

Die Wurzelentwicklung gleicht in den frühesten Stadien, welche durch Fig. 220 schematisch dargestellt sind[1]), wesentlich der der Farnwurzeln: die Rinde differenzirt sich in eine innere und eine äußere Schicht; jene bildet luftführende Intercellularräume, welche anfangs gleich den Zellen selbst in radiale und concentrische Reihen geordnet sind, durch Zerreißen der Zellen vereinigen sie sich später zu einem großen, das Gefäßbündel umgebenden Luftraum. Bei der Ausbildung des Gefäßbündels der Wurzel theilen sich von den sechs primären Zellen desselben (im Querschnitt gesehen) zunächst die drei den Mittelpunkt erreichenden durch je eine tangentiale (perikline) Wand, so dass die Gefäßbündellage nun aus drei inneren und sechs äußeren Zellen besteht; die sechs äußeren Zellen erzeugen ein cambiales Gewebe, in welchem von zwei oder drei Punkten ausgehend die Gefäßbildung nach innen fortschreitend beginnt: eine der drei inneren Zellen bildet zuletzt ein weites centrales Gefäß; im Umfang des Gefäßbündels entsteht Phloëm. — Während bei den anderen Gefäßkryptogamen die innerste Schicht des Rindengewebes zur Strangscheide wird, indem ihre radialen Wände die charakteristische Faltung zeigen, tritt diese Eigenthümlichkeit bei den Equisetenwurzeln an der zweitinnersten Rindenschicht auf, während die innerste, dem axilen Strang unmittelbar angrenzende gewissermaßen das den Equisetenwurzeln fehlende Pericambium ersetzt. Doch unterscheidet sich diese innerste Rindenschicht von dem Pericambium der anderen Kryptogamenwurzeln wieder dadurch, dass aus ihr die Seitenwurzeln entspringen, die also hier wie bei allen Kryptogamen aus der inneren Rindenschicht erzeugt werden: da hier aber das Pericambium fehlt, so entstehen die Wurzelanlagen dicht an den äußeren Gefäßen des axilen Stranges. Die Zellen, deren jede einer Seitenwurzel den Ursprung giebt, werden in streng akropetaler Reihenfolge in der innersten Rindenschicht, an der Außenkante der primären Gefäße angelegt.

Die Sporangien der Equiseten sind Auswüchse eigenthümlich metamorphosirter Blätter, welche in meist zahlreichen Quirlen am Gipfel gewöhnlicher oder speciell zu diesem Zwecke bestimmter Sprosse auftreten. Über der letzten Blattscheide des vegetativen Theiles der fertilen Axe wird zunächst eine unvollkommen ausgebildete Blattscheide, der Ring, erzeugt (*a* Fig. 221). Er ist bald mehr bald weniger blattartig entwickelt. Über ihm werden nun, wie bei der gewöhnlichen Blattbildung der Equiseten, in akropetaler Folge Ringwülste unter dem fortwachsenden Sprossende an-

---

1) Biegung und Ansatz der Wände sind in diesem Schema nicht ganz richtig, wie dies schon aus der Vergleichung mit Fig. 193 hervorgeht.

gelegt, die aber nur wenig vorspringen; sie unterscheiden sich von den Zipfeln der Blattscheiden dadurch, dass sämmtliche Zellreihen des betreffenden Ringwulsttheiles zu ihrer Bildung verwendet werden, während bei den Scheidenblättern die unteren Zellreihen mit zum Aufbau der Stammrinde dienen. Diese halbkugeligen Hervorragungen sind die Anlagen der Sporophylle (Sporangienträger). Den Zähnen gewöhnlicher Blattscheiden entsprechend tritt aus jedem dieser Wülste eine größere Zahl von Protuberanzen hervor, so entstehen mehrere, dicht über einander liegende

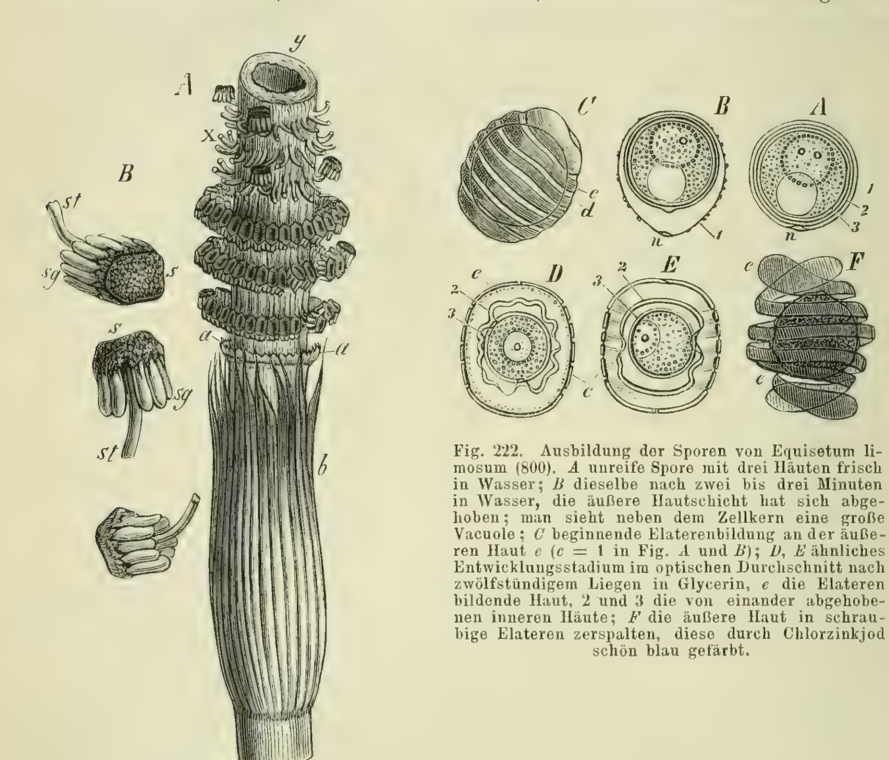


Fig. 222. Ausbildung der Sporen von Equisetum limosum (800). *A* unreife Spore mit drei Häuten frisch in Wasser; *B* dieselbe nach zwei bis drei Minuten in Wasser, die äußere Hautschicht hat sich abgehoben; man sieht neben dem Zellkern eine große Vacuole; *C* beginnende Elaterenbildung an der äußeren Haut *e* (*c* = 1 in Fig. *A* und *B*); *D*, *E* ähnliches Entwicklungsstadium im optischen Durchschnitt nach zwölfstündigem Liegen in Glycerin, *e* die Elateren bildende Haut, 2 und 3 die von einander abgehobenen inneren Häute; *F* die äußere Haut in schraubige Elateren zerspalten, diese durch Chlorzinkjod schön blau gefärbt.

Fig. 221. Equisetum Telmateja. *A* der obere Theil eines fertilen Stengels mit der unteren Hälfte der Ähre (nat. Gr.); *b* Blattscheide, *a* der sogen. Ring; *x* die Stiele abgeschnittener Sporophylle; *y* Querschnitt der Ährenspindel. — *B* Schilder (Sporophyll) in verschiedenen Lagen, wenig vergr.; *st* der Stiel, *s* der Schild, *sg* die Sporangien.

Wirtel halbkugeliger Hervorragungen, die, an ihrem äußeren Theil stärker im Umfang wachsend, sich gegenseitig drücken und so polygonal, meist sechsseitig werden, während das Basalstück jeder Protuberanz dünner bleibt und den Stiel des sechsseitigen Schildes darstellt. Die Außenfläche der Schilder ist zur Spindel des Fruchtstandes tangential; auf der Innenseite, der Spindel zugekehrt, entstehen die Sporangien zu fünf bis zehn auf einem Schild. Das einzelne Sporangium erscheint in frühen Entwicklungszuständen als stumpfes vielzelliges Wärzchen, das sich ganz ähnlich

entwickelt, wie das der Marattiaceen. Aus dem hypodermalen Archespor gehen die Sporenmutterzellen hervor, während von drei äußeren Zellschichten, die ihn anfangs verhüllen, schließlich nur die äußerste Wandung des Sporangiums als Sporensack übrig bleibt. Die Mutterzellen der Sporen, in Gruppen von je vier oder acht zusammenhängend, schwimmen frei in einer den Sporangiensack erfüllenden, mit Körnchen durchstreuten Flüssigkeit.

Die Sporen entstehen durch Viertheilung (wiederholte Zweitheilung) ihrer Mutterzellen, sie sind tetraedrisch angeordnet. — Das reife Sporangium öffnet sich durch einen Längsriss auf einer dem Stiel des Schildes zugekehrten Seite. Die sehr dünnwandigen Zellen der Wandung bilden vorher auf der Rückenseite schraubige, an der Bauchseite des Sporangiums ringförmige Verdickungsleisten, die nach Duval-Jouve bei E. limosum unmittelbar vor der Dehiscenz sehr schnell entstehen. Die Equisetensporen zeigen die Eigenthümlichkeit wiederholter Hautbildung. Jede Spore bildet zunächst eine äußere, nicht cuticularisirte, quellungsfähige Haut, die später in zwei Schraubenbänder aufreißend die sogenannten Elateren darstellt; bald darauf erscheinen nach einander noch eine zweite und dritte Haut. Alle drei liegen anfangs dicht auf einander wie Schichten (Schalen) einer Haut. Aber jetzt schon hebt sich, wenn die Spore im Wasser liegt, die äußere von den andern quellend ab (Fig. 222 B.). Auch an der ganz frischen, eben in destillirtes Wasser gelegten Spore sind die drei Häute leicht zu unterscheiden (Fig. 222 *A*), indem die äußere (1) farblos, die zweite (2) hellblau, die dritte (3) gelblich erscheint (E. limosum). Bei weiterer Entwicklung hebt sich die äußere Haut wie ein weites Hemd von dem Körper der Spore ab (*C*, *d*, *e*) und zugleich treten nun die ersten Anzeichen der Elaterenbildung auf. Der optische Längsschnitt zeigt, dass die schraubigen Verdickungsbänder dieser Haut nur durch sehr schmale und dünne Hautstellen getrennt sind (*D*, *E*). Diese dünnen Streifen ver-

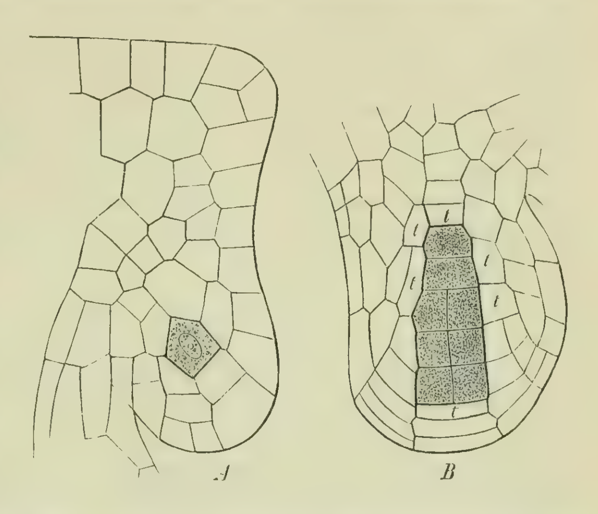


Fig. 223. *A* Längsschnitt durch einen Theil eines Sporophylls (Sporangienträger) von Equisetum palustre; unten entspringt ein Sporangium, dessen Archespor dunkel gehalten ist. *B* ein älteres Sporangium im axilen Längsdurchschnitt, *t* Tapetenzellen. Der aus dem Archespor hervorgegangene sporogene Zellcomplex besteht erst aus wenig Zellen.

schwinden endlich ganz, und die dickeren Partien treten (in trockener Umgebung) als zwei Schraubenbänder aus einander. Diese beiden Bänder bilden im aufgerollten Zustande ein vierarmiges Kreuz, sie sind in der Mitte verengt und an dieser Stelle der zweiten Haut angeheftet; diese Stelle ist es wahrscheinlich, die man schon an der unreifen Spore in Form einer nabelartigen Verdickung bei *n A*, *B* erkennt. Die ausgebildeten Elateren lassen eine äußere, sehr dünne cuticularisirte Schicht erkennen. Sie sind ungemein hygroskopisch und rollen sich in feuchter Luft um die Spore, beim Austrocknen rollen sie sich wieder auf; wenn dies rasch wechselt (z. B. bei leisem Anhauchen unter dem Mikroskop), so gerathen die Sporen vermöge der Krümmungen der Elateren in lebhafte Bewegung. Den Elateren kommt bei der Sporenaussaat die Funktion[1]) zu, dass mittelst derselben eine Anzahl von Sporen sich an einander hakt, und sie so als kleine Flocken das Sporangium verlassen. Bei Befeuchtung, wie sie schon auf wenig feuchtem Boden eintritt, wird die Vereinigung eine noch engere, indem sich die Elateren durch unvollständige Aufrollung wieder fester zusammenhaken. Da die Prothallien gewöhnlich eingeschlechtig sind, so leuchtet die Nützlichkeit des durch die Elateren bewirkten Nebeneinander-Keimens mehrerer Sporen von selbst ein. — Lässt man Sporen, deren äußere Haut noch nicht in die Elateren gespalten ist, die entsprechenden Differenzirungen aber schon zeigt, in Glycerin längere Zeit liegen, so zieht sich die Spore von ihrer dritten Haut umgeben bedeutend zusammen, während die zweite cuticularisirte Haut sich faltenwerfend von ihr abhebt. Die dritte Haut differenzirt sich in ein äußeres, körniges, cuticularisirtes Exospor und eine innere Zellstoffschicht (Endospor).

Über die Systematik der Schachtelhalme ist hier wenig zu sagen, da alle jetzt lebenden Formen einander hinreichend nahe stehen, um in eine einzige Gattung (Equisetum) zusammengefasst zu werden, mit der auch zahlreiche fossile Arten vereinigt werden können.

Der Habitus der Equiseten ist wie ihre morphologische Natur scharf umschrieben; bei allen perennirt der Pflanzenstock durch unterirdisch kriechende Rhizome, aus denen sich jährlich senkrecht aufstrebende Sprosse über die Erdoberfläche erheben, um dort meist nur während einer Vegetationszeit, seltener während mehrerer Jahre auszudauern; die Sporangienstände erscheinen entweder am Gipfel dieser zugleich die Assimilation vermittelnden Axen oder an besonderen fertilen Sprossen, die, wenn sie chlorophyllfrei und unverzweigt sind, nach der Sporenaussaat absterben (E. arvense, Telmateja) oder nur den fertilen Gipfel abwerfen und sich dann wie vegetative Sprosse verhalten (E. sylvaticum, pratense). Die fruchtbaren Axen entwickeln sich aus den unterirdischen Internodien der vegetativen aufrechten Axen; sie verharren während des Sommers, wo diese entfaltet sind, unter der Erde im Knospenzustand, entwickeln aber ihren

1) Dieselbe wurde nachgewiesen von de Bary. Bot. Ztg. 1881. p. 782. Der Name «Elateren» ist dem im Texte Gesagten zufolge ein durchaus nicht zutreffender. — Über die Entstehung der Hautschicht, welche die Elateren liefert, sind widersprechende Angaben in der Literatur vorhanden; die oben gegebenen gründen sich auf die Untersuchungen von Sachs (cfr. Russow a. a. O. p. 149).

Fruchtstand schon während dieser Zeit, entweder so weit, dass im nächsten Frühjahre einfach die Streckung und Aussaat stattzufinden braucht (E. arvense, pratense, Telmateja u. a.), oder die Ähren erlangen erst im Frühjahr nach der Streckung der sie tragenden Axen ihre volle Ausbildung (E. limosum). Die Tracht der oberirdischen Sprosse wird vorzugsweise durch die Zahl und Länge der quirlständigen, meist sehr dünnen Seitenzweige bestimmt; bei manchen, wie E. trachyodon, ramosissimum, hiemale, variegatum fehlen sie für gewöhnlich ganz, bei anderen, wie palustre, limosum, sind sie ziemlich spärlich, bei wieder anderen endlich, wie E. arvense, Telmateja, sylvaticum, in großer Fülle entwickelt. Die Höhe dieser Laubstengel ist bei unseren Arten meist 1—3 Fuß, bei E. Telmateja, wo die aufstrebende Axe der sterilen Sprosse chlorophyllfrei, farblos ist, erreicht diese 4—5 Fuß Höhe bei etwa 1/2 Zoll Dicke, während die schlanken Belaubungszweige auch hier kaum 1/2 Linie dick werden; die höchsten Stämme treibt E. giganteum in Südamerika, sie werden bis 26 Fuß hoch, aber nur etwa Daumens dick und durch benachbarte Pflanzen in aufrechter Stellung erhalten; die Calamiten wurden wohl ebenso hoch und bis zu einem Fuß dick. — Die Rhizome kriechen meist in einer Tiefe von 2—4 Fuß unter der Oberfläche und verbreiten sich über Flächenräume von 10—50 Fuß Durchmesser, doch werden sie auch in viel größerer Tiefe gefunden; sie bewohnen gern nassen, kiesigen und lehmigen Grund; ihre Dicke wechselt von 1—2 Linien bis zu 1/2 Zoll und mehr. Die Oberfläche der Rhizominternodien ist bei manchen Arten (E. Telmateja, sylvaticum u. a.) mit einem Filz von braunen Wurzelhaaren bedeckt, der auch die Blattscheiden selbst der unterirdischen Theile aufstrebender Stengel überzieht, ein Verhalten, welches an die Farne erinnert; bei anderen, wie E. palustre und limosum, ist die Oberfläche glatt, glänzend, bei noch anderen matt. Die Riefen und Rillen der oberirdischen Stengel sind an den unterirdischen meist wenig entwickelt, zuweilen sind die Rhizome drehrund; die Centralhöhle der Internodien fehlt hier zuweilen; die Lacunen der Gefäßbündel (Carinalhöhlen) und im Rindenparenchym (Vallecularhöhlen) sind hier immer vorhanden; durch sie wird den unterirdischen Organen die nöthige Luft, die in dem meist sehr bindigen Boden fehlt, von der Oberfläche aus zugeführt. — So wie die Fruchtstände, werden auch die Verzweigungen der Laubstengel schon im vorhergehenden Jahre in der unterirdischen Knospe ganz oder doch zum größten Theil angelegt, so dass im Frühjahre nur die Streckung der Internodien der aufstrebenden Axe und die Entfaltung der dünnen Seitenzweige stattfindet, was besonders bei E. Telmateja leicht zu verfolgen ist; alle wichtigeren Zellbildungen und die morphologisch entscheidenden Vorgänge finden bei diesen Pflanzen also unterirdisch statt; die oberirdische Entfaltung hat hauptsächlich nur den Zweck der Sprossenaussaat und der Assimilation durch die chlorophyllreiche Rinde der Laubtriebe am Licht. Die rasche Streckung der aufrechten Stengel im Frühjahre wird wohl vorzugsweise durch die bloße Verlängerung der schon angelegten Internodialgewebezellen bewirkt, doch kommt auch dauerndes intercalares Wachsthum der Internodien und zwar an deren Basis innerhalb der Scheiden vor; dort bleiben die Gewebe oft lange Zeit jugendlich und bei E. hiemale schieben sich die noch kurzen Internodien mit hellerer Farbe nach überstandenem Winter aus den Blattscheiden hervor, um so mehr, je kürzer sie vor dem Winter waren.

Besondere Organe für vegetative Propagation, wie bei den Moosen, finden sich bei den Equiseten ebenso wenig wie bei den Farnen; dafür sind aber jedes Rhizomstück und die unterirdischen Knoten aufstrebender Stämme zu Produktion neuer Stöcke geeignet. Bei manchen Arten schwellen einzelne unterirdische Sprosse zu eirunden (E. arvense) oder birnförmigen (E. Telmateja), etwa haselnussgroßen Knollen an; sie kommen nach Duval-Jouve auch bei E. palustre, sylvaticum, littorale vor, sind aber bei anderen (pratense, limosum, ramosissimum, hiemale, variegatum) noch nicht beobachtet. Die Knolle wird durch starkes Dickenwachsthum eines Internodiums erzeugt, an dessen Ende die Knospe sitzt; diese kann wiederholt knollige Internodien bilden, so dass die

Knollen perlschnurförmig werden, oder einfach als Rhizom auswachsen, oder es bildet sich zuweilen ein mittleres Internodium eines Rhizoms knollig aus. Das Parenchym dieser Knollen ist mit Stärke und anderen Nahrungsstoffen erfüllt; sie können, wie es scheint, lange ruhen und bei günstiger Gelegenheit neue Stöcke bilden.

Von den Gewebeformen der Equiseten ist vorzugsweise das Hautsystem und das Grundgewebe mannigfaltig ausgebildet; die Gefäßbündel, die bei den Farnen so dick und zumal in ihrem Xylemtheil so hoch organisirt sind, erscheinen bei den Equiseten weniger begünstigt, sie sind dünn, die Verholzung (wie bei vielen Wasser- und Sumpfpflanzen) im Xylemtheil sehr gering; die Festigkeit des Baues wird hier vorzugsweise durch das Hautsystem mit seiner hochausgebildeten Epidermis und die hypodermalen Faserstränge bewirkt. Das Folgende bezieht sich zunächst auf die Internodien; die Blattscheiden verhalten sich in ihrem unteren und mittleren Theil meist ähnlich, an den Zipfeln wird die Gewebebildung abweichender und einfacher.

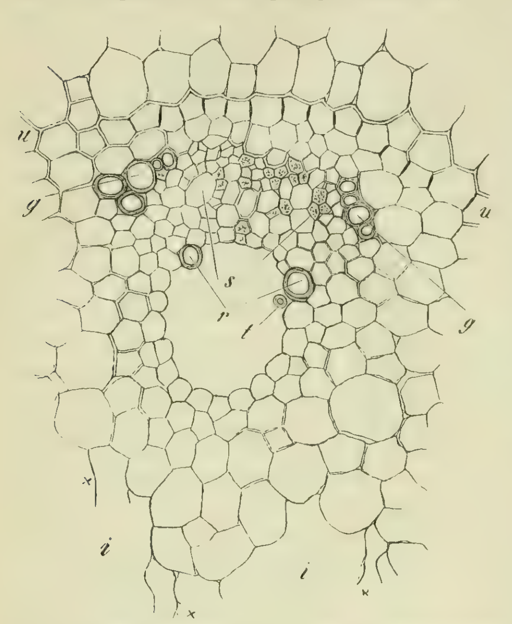


Fig. 224. Theil eines Querschnitts durch ein erwachsenes Internodium von Equisetum palustre. *u* Endodermis, *i* axiler Luftkanal, bei *x* Membranreste geschrumpfter Markzellen, in der Mitte ein von Parenchym umgebenes Gefäßbündel ohne distinkte Scheide. Am Innenrand des Gefäßtheiles liegt ein weiter Intercellulargang, in welchen die Buchstaben *s*, *r*, *t* eiugeschrieben sind. *t* ein der Wand anhaftendes Ringstück von der Membran einer größtentheils zerstörten Erstlings-Tracheide. *r* persistente Ringtracheiden. *g* Gruppen der zuletzt ausgebildeten, ebenfalls bleibenden Ring- und Netztracheiden, von der Umgebung ausgezeichnet durch die Schattirung der Wände. *s* der Siebtheil (Phloëm), die weiten Lumina in demselben gehören den Siebröhren an, die engeren, zum Theil körnig punktirten den Cambiformzellen. Die doppelt contourirten Streifen an dem Außenrand des Siebtheils, innen von der auf *u* folgenden Zellschicht, deuten die collabirten Erstlinge des Siebtheils an. (Aus de Bary vergl. Anatomie.)

Die Epidermiszellen sind in Richtung der Axe meist langgestreckt und in Längsreihen geordnet, deren Glieder mit queren oder wenig schiefen Wänden auf einander treffen; die Grenzwände benachbarter Zellen sind häufig undulirt. Die Epidermis der unterirdischen Internodien ist fast immer frei von Spaltöffnungen und besteht entweder aus dickwandigen oder dünnwandigen, meist braunwandigen Zellen, die bei manchen Arten, wie Telmateja und arvense, in zarte Wurzelhaarschläuche auswachsen. Die Epidermis der hinfälligen fertilen Stengel der obengenannten Arten ist der der Rhizome ähnlich, sie ist ohne Spaltöffnungen, ähnlich verhält sich auch der sterile aufrechte, farblose Stamm von E. Telmateja. Bei allen übrigen oberirdischen (mit Chlorophyllgewebe versehenen) Internodien und Blattscheiden (so wie auf der Außenfläche der Schilder) bildet die Epidermis zahlreiche Spaltöffnungen, die immer in den Rillen, niemals auf den Riefen liegen und in einzelne oder dicht neben einander liegende Längsreihen geordnet sind; auf den Riefen sind die Epidermiszellen lang, in den Rillen zwischen den Spaltöffnungen kürzer. Sämmtliche Zellen, auch die der Spaltöffnungen, sind an ihren Außenwänden stark verkieselt, sehr häufig zeigen sie auf der Außenfläche Protuberanzen von mannigfaltiger Form, die ebenfalls und zwar besonders stark verkieselt sind; diese Protuberanzen gleichen feinen Körnchen oder Buckeln, Rosetten, Ringen, Lappen, Querbändern, Zähnen und Stacheln; auf den Schließzellen (Fig. 225) finden sich

derartige Prominenzen meist in Form von Leisten, rechtwinklig zum Porus verlaufend. Die Schließzellen werden gewöhnlich von den benachbarten Epidermiszellen theilweise überragt. Die fertige Spaltöffnung erscheint aus zwei Paar über einander liegender Schließzellen gebildet; nach Strasburger entstehen diese vier Zellen aus einer Epidermiszelle und liegen anfangs in einer Querreihe neben einander; erst später werden die beiden inneren (die eigentlichen Schließzellen) von den beiden äußeren, die stärker wachsen, einwärts gedrückt und von ihnen überragt. — Unter der Epidermis sowohl der Rhizome als aufrechten Stämme und Belaubungssprosse derselben sind (mit Ausnahme der hinfälligen Fruchtträger) Stränge oder Schichten fester, dickwandiger Zellen (hypodermale Gewebe) bei den Equiseten allgemein verbreitet; in den Rhizomen bilden sie eine continuirliche mehrschichtige Lage braunwandigen Sklerenchyms, in den ober-

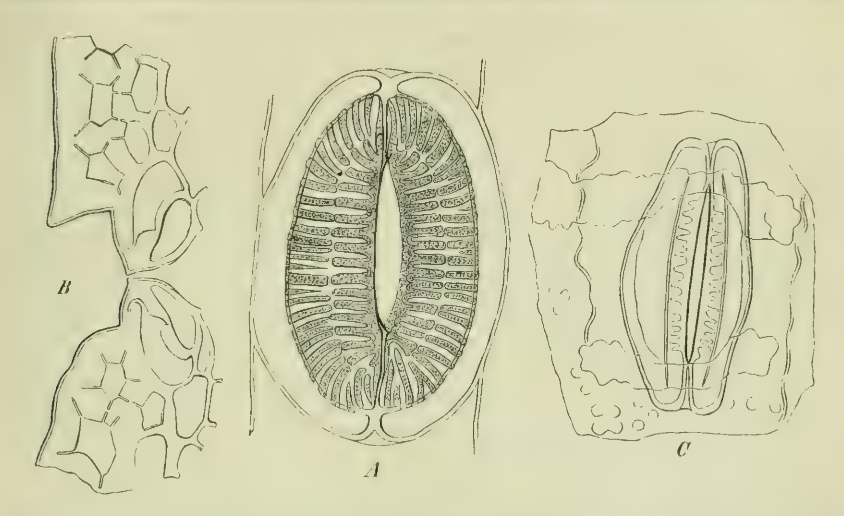


Fig. 225. Stengel von Equisetum hiemale, Spaltöffnung mit ihrer Umgebung. *A* Ansicht von der Innenfläche, das Schließzellenpaar seitlich von dem überstehenden Rande des Nebenzellenpaares umringt. — *B* Querschnitt des Stengels, mitten durch eine Spaltöffnung gehend; diese in einer Einsenkung der Oberfläche gelegen, der enge Spalteneingang begrenzt von den zwei platten Schließzellen und den diese umfassenden Nebenzellen. Die Zellen der Epidermis und des darunter liegenden Sklerenchyms haben zahlreiche Tüpfelkanäle. — *C* Kieselrückstand eines Epidermisstückchens mit Spaltöffnung nach Maceration in Schulze'scher Mischung und nachherigem Glühen von der Außenseite gesehen. Die krümeligen Figuren sind die Umrisse der Prominenzen der Außenflächen. (Aus de Bary vergl. Anatomie.)

irdischen Internodien sind sie farblos und vorzugsweise in den vorspringenden Riefen stark entwickelt.

Das Grundgewebe der Internodien besteht der Hauptmasse nach aus einem farblosen, dünnwandigen Parenchym, welches in den Rhizomen, hinfälligen Fruchtträgern (und dem farblosen sterilen Stamme von E. Telmateja) allein vorkommt; die grüne Färbung der übrigen Sprosse wird bewirkt durch 1—3schichtige Lagen chlorophyllhaltigen Parenchyms (dessen Zellen quer liegen). Dieses grüne Gewebe liegt vorzugsweise innerhalb der Rillen, entsprechend den Spaltöffnungen an der Oberfläche derselben, und bildet auf dem Querschnitt meist bandartige, außen concave Figuren; in den dünnen Belaubungszweigen, wo die Riefen zuweilen einen sternförmigen Umriss des Querschnittes bewirken (arvense), überwiegt das chlorophyllhaltige Gewebe. — Die Lacunen, welche mit den Rillen auf denselben Radien liegen, entstehen im Grundgewebe durch Auseinanderweichen, zum Theil durch Zerreißungen der Zellen, sie können in den dünnen Belaubungszweigen fehlen.

Die Gefäßbündel sind auf dem Querschnitt der Internodien ähnlich wie bei den Dicotylen in einen Kreis gestellt, je einer auf demselben Radius mit einer Riefe

der Oberfläche, zwischen den Lacunen der Rinde oder der Axe näher liegend. In der Spindel des Fruchtstandes, wo die Diaphragmen fehlen, verlaufen sie ebenso und biegen in die Stiele der Schilder einzeln (wie in die Blattzipfel) aus. Die Stränge eines Sprosses sind unter einander sämmtlich parallel, jeder Strang entsteht aus der Verschmelzung zweier Schenkel: einer derselben gehört der Blattscheide an und bildet sich in der Mittellinie eines Zahnes derselben von unten nach oben, der andere Schenkel bildet sich im Internodium selbst von oben nach unten; an dem Winkel, wo beide Schenkel zusammentreffen, beginnt in beiden die Gefäßbildung, um in den entgegengesetzten Richtungen fortzuschreiten; das untere Ende jeden Stranges geht durch zwei seitliche Commissuren zu den beiden nächsten mit ihm alternirenden Bündeln des nächst unteren Internodiums, die Equiseten haben also ausschließlich »gemeinsame« Stränge. — Im Querschnitt ähneln dieselben den Gefäßbündeln der Monocotylen, zumal der Gräser; die zuerst gebildeten, der axilen Seite angehörigen Ring-, Schrauben- oder netzartigen Gefäße, sammt den zartwandigen zwischen ihnen liegenden Zellen werden später zerstört, an ihrer Stelle bleibt eine das Gefäßbündel auf seiner axilen Seite durchziehende Lacune übrig; rechts und links von dieser, nach außen hin, liegen einige nicht sehr weite netzartig verdickte Gefäße; radial nach außen, vor der Lacune, liegt der Phloëmtheil des Stranges, aus einigen weiten Siebröhren und engen Cambiformzellen, an der Peripherie aus einigen dickwandigen, engen, bastähnlichen Zellen gebildet. Zuweilen sind die einzelnen Stränge von Strangscheiden umhüllt (E. limosum), vorherrschend ist aber die Existenz einschichtiger, gemeinsamer Pleromscheiden, welche den ganzen Bündelkreis auf der Außenseite umlaufen, wie bei den meisten Phanerogamen.

Anmerkung. Von fossilen Equiseten die in ihrer Struktur, so weit dieselbe noch erkennbar ist, sind zahlreiche Species[1]) in den verschiedensten Formationen vom Buntsandstein bis ins Tertiär bekannt. Dieselben kommen theilweise massenhaft vor, wie z. B. Equisetum arenaceum im »Schilfsandstein« des Keupers. Als Dimensionen wurden angegeben ein Stammdurchmesser von 4—12 centim., Sporangienstände von 2,5 cm, und eine muthmaßliche Höhe der Stengel von 8—10 m.

Die Calamiten[2]) sind Equisetaceen, welche in älteren Schichten auftreten, im Kulm beginnen und, nachdem sie in der Steinkohlenperiode ihren Höhepunkt erreicht haben, in der permischen Formation wieder verschwinden. Da ihre Sporangienstände nicht bekannt, resp. so schlecht erhalten sind (Calamostachys), dass von ihrem Aufbau nichts mehr zu sehen ist, so ist es zweifelhaft geblieben, ob es sich hier um homo- oder heterospore Formen handelt. Die Calamitenstämme sind dadurch ausgezeichnet, dass sie weder Blätter noch Blattscheiden besitzen, oder es waren dieselben so vergängliche Bildungen, dass sie bald abfielen. Im Übrigen zeigt der Calamitenstamm einen ähnlichen Bau wie der der Equiseten: geriefte Oberfläche, eine centrale Höhlung die durch Diaphragmen abgetheilt ist.

B. Heterospore Equisetinen.

Hierher gehören ausschließlich fossile Formen, nämlich die Annularien und wahrscheinlich auch die «Asterophylliten».

1) Annularien[3]). Die Annularien besaßen Stengel mit einem Durchmesser bis

1) Nach der Aufzählung von Renault (cours de botanique fossile II. Bd. 1882.) zwanzig.

2) Mit Ausschluss von Calamodendron, Arthropitys, Calamites gigas u. a. deren Hierhergehörigkeit vorläufig zum mindesten zweifelhaft scheint.

3) Renault a. a. O. p. 126 ff. — Vgl. Schenk, Über Fruchtstände fossiler Equiseten, bot. Ztg. 1876.

zu 80 cm., mit nicht sehr stark entwickeltem Haut- und Gefäßbündelgewebe. An den Knoten befanden sich, wie bei den Equiseten, Diaphragmen, während die 5—6 cm. langen Internodien hohl waren. Charakteristisch sind die Blätter. Sie stehen frei (also nicht in Form einer Scheide wie bei Equis.) in Wirteln an den Knoten, sind lanzettförmig und besitzen einen Mittelnerv. — Die Stammstruktur, soweit erkennbar, stimmt mit der von Equisetum überein. Die Äste stehen zweizeilig am Stamm, nur je zwei einander opponirte Blätter eines Winkels enthalten Axillarsprosse.

Die zu Annularia gezogenen Sporangienstände (als Bruckmannia bezeichnet) weichen von denen der lebenden Equiseten beträchtlich ab. Vor Allem dadurch, dass in denselben sterile Blätter mit fertilen (Sporophyllen) abwechseln[1]. Die Sporophylle tragen vier Sporangien, in der unteren Partie eines Sporangienstandes Makrosporen, die 12 bis 15 Mal größer sind als die in den oberen Sporangien befindlichen Mikrosporen.

2) Ähnliche, aber (vor Allem was die Sporen betrifft) mangelhafter bekannte Fruchtähren besaßen die als Asterophylliten bezeichneten Equisetinen, Pflanzen, mit gegliederten Stämmen und Zweigen und an den Knoten mit wirtelig gestellten lineären, aufrechtstehenden Blättern mit einem Nerven. Auch die Zweige sind wirtelig gestellt. — Die (den Sporophyllen der Equiseten ähnlich gestalteten und mit denen der Annularien übereinstimmenden) Sporangienträger entspringen hier zwischen und etwas über den sterilen Blättern (Brakteen) der Fruchtähren, während die Sporangienträger von Annularia etwa in der Mitte des Internodiums zwischen zwei sterilen Wirteln inserirt sind. Die Zahl der Sporangienträger ist auch hier um die Hälfte kleiner als die der sterilen Blätter, eine axilläre Stellung aber haben, wie es scheint, die Sporangienträger nicht eingenommen, sondern standen zwischen zwei sterilen Blättern, waren aber höchst wahrscheinlich auch hier nichts anderes, als modificirte Blätter.

III. Die Sphenophyllen[2].

Diese interessante ausschließlich aus fossilen Arten bestehende Abtheilung schließt sich keiner der lebenden näher an, und ist deshalb den verschiedensten genähert worden. Krautartige Pflanzen mit einfachen oder verzweigten Stengeln, auf deren Oberfläche sich Furchen befinden, die aber nicht — wie bei den Equiseten — bei den auf einander folgenden Internodien mit einander abwechseln. Auf den stark angeschwollenen Knoten sind die sitzenden Blätter in Wirteln inserirt, sie sind keilförmig, ohne Mittelnerv, aber von gleichstarken gegabelten Nerven durchzogen. Die Sporangienstände sind cylindrisch, Brakteen und Sporangien ebenfalls in Wirteln (Renault a. a. O. p. 83). Mit den oben erwähnten Annularien und Asterophylliten (s. Equisetinen) haben die Sphenophyllen außer der Wirtelstellung ihrer Blätter wenig gemeinsam, namentlich ist der Stammbau ein anderer. — Der Stengeldurchmesser beträgt 1,5 bis 15 mm. Im Centrum des Stengels befindet sich ein dreikantiger Tracheiden- (resp. Gefäß-)körper in welchem von innen nach außen Tüpfel, Treppen- und Spiral-Tracheiden auf einander fol-

Bot. Ztg. 1876. — Die im Texte (nach Renault) gegebene kurze Charakterisirung mag auf diese interessanten Typen, bei denen viele Verhältnisse noch zweifelhaft sind, wenigstens aufmerksam machen. Auf streitige oder zweifelhafte Punkte kann hier natürlich nicht näher eingegangen werden.

1) Die Stellung der sterilen Blätter zu den Sporophyllen scheint mir noch nicht hinreichend klar gestellt, um hier näher darauf einzugehen. Bemerkt werden mag, dass die Zahl der sterilen Blätter in einem Wirtel doppelt so groß ist, als die des darauf folgenden fertilen Wirtels. Vgl. auch pag. 216 Anm.

2) Renault, bot. fossile II. 1882.

gen. An die Kanten des centralen Körpers setzen sich an den Knoten die (bei Sph. quadrifidum zweisträngigen) Blattspuren an, jeder der Stränge gabelt sich in der Rinde (Renault fasst den Tracheidenkörper als aus drei Gefäßbündeln mit je zwei Tracheengruppen gebildet auf, welche an den Kanten liegen, während die centralen Tracheiden — wie z. B. bei den Wurzeln — erst nachträglich entstanden). Der centrale Tracheidenkörper ist von einem eigenthümlich ausgebildeten Gewebe umgeben, auf dessen Struktur hier nicht näher eingegangen werden kann. — Die Sporangien (Makro- und Mikrosporangien in einer Ähre) standen auf der Basis der Blätter (wie bei Lycopodium), die Makrosporangien, wie es scheint, mehr der Blattaxel genähert (oder in derselben), als die Mikrosporangien.

IV. Die Lycopodinen.

Unter dem Namen der Lycopodinen werden die Lycopodien, Phylloglossum, Psilotum, die Selaginellen und Isoëten zusammengefasst. Sie stimmen bezüglich der Sporangienentwicklung im Allgemeinen mit den Ophioglosseen, Marattiaceen und Equiseten überein. Von den Filicineen unterscheiden sie sich schon im Habitus dadurch, dass bei den letzteren der Schwerpunkt der morphologischen Charakteristik in die Blätter fällt, während bei den Lycopodinen gerade diese sehr einfach geformt, an Größe meist (bei Isoëtes z. B. nicht) unbedeutend, wenn auch an Zahl meist beträchtlich sind. — Gemeinsam ist ferner den meisten Lycopodinen die häufig gabelige Verzweigung von Stamm und Wurzel, obwohl es nicht an Beispielen ächt monopodialer Verzweigung fehlt. — Verschieden ist die Stellung der Sporangien: bei Lycopodium und Phylloglossum sitzt je Ein Sporangium auf der Blattoberseite, am Grunde des Blattes, ebenso bei Isoëtes, wo das Sporangium mehrfächerig wird. Bei Selaginella entspringen die Sporangien einzeln je über einem Blatte aus der Stammoberfläche, bei Psilotum sind sie in Mehrzahl den Enden kurzer Seitenzweigchen eingesenkt.

A) Lycopodiaceen[1]).

1. Homospore Lycopodiaceen (Lycopodium und Phylloglossum).

1) Das Prothallium. Die Bedingung für die Keimung der Sporen von Lycopodium und Phylloglossum sind bis jetzt unbekannt; trotz der zahlreichen gemachten Aussaaten ist es nur einem Beobachter, De Bary,

1) Bischoff: Die kryptogamischen Gewächse. Nürnberg 1828. — Spring: Monographie de la famille des Lycop. (Mém. de l'Acad. roy. belgique 1842 und 1849). — Cramer: Über Lycopod. Selago in Naegeli und Cramer: Pfl.-phys. Unters. Heft 3, 1855. — De Bary: Über die Keimung der Lyc. in Ber. der naturf. Ges. zu Freiburg i. Br. 1858. Heft 4. — Naegeli und Leitgeb: Über die Wurzeln in Naegeli's Beitr. zur wissensch. Bot. Heft 4. 1867. — Payer: Botanique cryptogamique. Paris 1868. — Hegelmaier: Bot. Ztg. 1872. No. 45 ff. u. 1874 S. 513. — Russow: Vergl. Unters. Petersburg 1872, p. 128. — Mettenius: Über Phylloglossum. Bot. Ztg. 1867. — Juranyi: Über Psilotum. Bot. Ztg. 1871. p. 180. — Fankhauser: Bot. Ztg. 1873. No. 1. — Strasburger: Bot. Ztg. 1873 No. 6 ff. — Bruchmann: Über Anlage und Verzweigung der Wurzeln von Lycopodium und Isoëtes. Jen. Zeitschr. f. Naturwissensch. VIII, p. 522 ff. — Goebel: Beitr. etc. II. Bot. Ztg. 1880 u. 1881.

gelungen, die ersten Entwicklungsphasen des Prothalliums von Lycopodium inundatum zu beobachten. Die innere Sporenhaut trat als ungefähr kugelige Blase aus dem dreilappig aufgerissenen Exosporium hervor; der Keimschlauch theilte sich durch eine Querwand in eine innere Basalzelle, die sich nicht weiter veränderte, und in eine äußere Zelle, die als Scheitelzelle fortwachsend zwei Segmentreihen bildete; jedes Segment wurde durch eine Tangentialwand (Perikline) in eine innere und eine äußere Zelle zerlegt, so dass das junge Prothallium aus vier kurzen, eine axile Reihe darstellenden Zellen bestand, die von zwei Reihen seitlicher Zellen, der Basal- und der Scheitelzelle umgeben waren; weitere Entwicklungsstufen aufzufinden gelang nicht. Erst 15 Jahre später (1872) fand FANKHAUSER zwischen Moosen in der Schweiz ganz entwickelte Prothallien von Lycopodium annotinum: das eine war noch in Verbindung mit der jungen Pflanze der zweiten Generation (Fig. 226). Diese Prothallien, unter Lichtabschluss erwachsen, waren gelblich weiße, wulstig lappige Gewebekörper mit kleinen spärlichen Wurzelhaaren; auf der Oberseite fanden sich, dem Gewebe ganz eingesenkt, zahlreiche Antheridien, welche ovoidische, oben nur von einer Zellschicht des Prothalliums bedeckte Höhlungen im Gewebe darstellen (vgl. Marattia), die mit sehr zahlreichen Spermatozoidmutterzellen erfüllt sind; die Gestalt der Spermatozoiden selbst war nicht deutlich. — Da dieselben Prothallien zwar keine Archegonien mehr, wohl aber junge Pflanzen trugen, so folgt, dass Lycopodium nur einerlei Sporen bildet, was mit der direkten Beobachtung derselben vollkommen übereinstimmt, und dass also die Prothallien monöcisch sind, ein Merkmal, welches die Lycopodien von den Isoëten und Selaginellen sofort scharf scheidet, ebenso wie die beträchtliche Massenentwicklung des Prothalliums, welches hier ganz außerhalb der Spore lebt. Wahrscheinlich werden sich nun auch die anderen nur mit einerlei Sporen versehenen Gattungen: Phylloglossum, Psilotum, Tmesipteris ähnlich verhalten. Das Prothallium von Lycopodium bildet offenbar mehrere Archegonien, da FANKHAUSER neben der entwickelten Keimpflanze noch minder weit gediehene Anlagen junger Pflanzen vorfand. Aus der Anheftung der Pflanzen am Prothallium ist zu schließen, dass die Archegonien auf der Oberseite, in der Tiefe der Rinnen zwischen den Wülsten entstehen.



Fig. 226. Lycopodium annotinum nach FANKHAUSER. — *p* das Prothallium, *l* die junge Pflanze; *w* Wurzel derselben (natürl. Gr.).

2) Die zweite sporenbildende Generation. Aus dem eben Gesagten folgt, dass wir über die Embryobildung nichts wissen. Die von

Fankhauser gefundenen jungen Pflänzchen waren aber dem Gewebe des Prothalliums eingesenkt mittelst eines etwa stecknadelkopfgroßen Höckers, der offenbar dem Fuß der Farnkräuter entspricht und seitlich an der Basis des Stammes und der ersten Wurzel sitzt.

Der Habitus der erwachsenen Pflanzen ist bei den verschiedenen Gattungen beträchtlich verschieden. Bei Lycopodium kommen Arten vor, deren Stamm aufrecht wächst und aufrechte Verzweigungen bildet (L. Selago), in welchem Falle die in der unteren Region entspringenden Wurzeln im Stammgewebe oft abwärts wachsen und erst an der Basis büschelförmig austreten (L. phlegmaria, aloïfolium u. a.); sehr häufig kriechen die Hauptstämme und ihre kräftigsten Zweige auf der Erde hin, indem sie hier und da Wurzeln in die Erde treiben, nur gewisse Laubsprosse und zumal die die Sporangienähren tragenden Gabeläste wachsen aufwärts; solche Formen neigen zur Dorsiventralität, die sich besonders in der Struktur des axilen Gefäßbündelkörpers ausspricht. Alle Arten sind mit kleinen, oft langen, schmalen Blättern dicht belaubt. Der verschiedene Habitus wird vorwiegend durch die Art und Weise bedingt, wie die einzelnen Gabelsprosse sich mehr oder minder kräftig ausbilden. Die Sporangien erscheinen auf der Basis gewöhnlicher Laubblätter (Selago), oder gewöhnlich in denen anders geformter und gefärbter, welche die gipfelständigen Ähren besonderer, oft eigenthümlich geformter Fruchtsprosse bilden.

Sehr fremdartig steht neben dieser Gattung Phylloglossum, ein kleines, nur wenige Centimeter hohes Pflänzchen Australiens, das aus einer kleinen Knolle einen Stengel treibt, der unten eine Rosette von wenigen, langen Blättern bildet und eine oder einige Seitenwurzeln erzeugt, dann aber als dünner Schaft oben eine kleinblättrige Sporangienähre trägt. Die Pflanze erneuert sich durch Adventivsprosse, die aus einer Knolle mit einer blattlosen Knospenanlage bestehen, in dieser Beziehung unseren einheimischen Ophrydeen ähnlich.

Die Entwicklungsgeschichte der Vegetationsorgane ist nur bei den einheimischen Lycopodien im Zusammenhang bekannt. Das fortwachsende Ende des Lycopodiumsprosses besitzt keine Scheitelzelle, ebensowenig wie die Spitze des wachsenden Blattes und der Wurzel. Ein kleinzelliges Urmeristem, an welchem eine Sonderung in Dermatogen und Periblem nicht zu erkennen ist, bildet den Vegetationspunkt des Sprosses, in welchem die aus gestreckten Zellen bestehende Anlage des Gefäßstranges bis nahe zum Scheitel vordringt. Bei L. Selago ist der Scheitel flach, bei L. complanatum, clavatum, annotinum, alpinum u. a. überragt er kuppelartig die jüngsten Blätter. Ähnlich wie bei den Phanerogamen werden die Blätter und neuen Sprossanlagen (Gabelsprosse und Brutknospen) nicht aus einzelnen Zellen des Vegetationspunktes, sondern aus Zellengruppen gebildet, die zugleich die äußersten und tiefer liegenden Schichten des Stammvegetationspunktes umfassen.

Die Verzweigung des Stammes ist theils eine monopodiale, theils eine dichotomische, es finden sich hier eben Grenzfälle, die mehrfach die Anwendung der beiden Schemata zweifelhaft machen. Monopodial ist die Verzweigung der vegetativen Sprosse von L. clavatum, annotinum und inundatum. Bei L. clavatum z. B. erscheint unterhalb des fortwachsenden Schnittes der Hauptaxe die Zweiganlage als Protuberanz, welche bedeutend kleiner ist, als die Sprossspitze der Hauptaxe. Die Verzweigung steht hier zu den Blättern in keiner Beziehung, die Zweiganlagen sind viel größer als die Blattanlagen, so dass sie nicht in den Axeln von solchen, sondern über einer ganzen Anzahl derselben stehen. — Am Ährenstiel von L. alpinum dagegen tritt eine Gabelung auf: der Vegetationskegel wird durch zwei, rechts und links von ihm auftretende neue Vegetationspunkte verbreitert und hört dann selbst zu wachsen auf; während die beiden Seitensprosse gabelig fortwachsen, wird der Scheitel des Muttersprosses ganz unterdrückt. Ein ähnlicher Vorgang vollzieht sich bei der Verzweigung von L. Selago (Cramer) und den vegetativen Sprossen von L. complanatum und chamaecyparissus (zwei heterophyllen Arten). Bei L. Selago erscheinen nach Cramer auf der ebenen Scheitelfläche zwei neue Vegetationspunkte von gleicher Stärke neben einander, die sich später gabelig fortbilden.

Die den Selaginellen ähnlichen vierzeilig beblätterten Lycopodien (L. complanatum, chamaecyparissus) verzweigen sich nur in einer Ebene, die mit der der größeren Seitenblätter zusammenfällt. Die andern Arten mit spiraliger oder vielzählig-quirliger Blattstellung haben eine radiäre Zweigstellung. — Zweigbildungen eigener Art sind nach Hegelmaier die Brutknospen, die bei L. Selago häufig sind.

Diese sich später von selbst ablösenden, mit einigen Blättern und einer Wurzelanlage versehenen Brutknospen entstehen an Stelle je eines Blattes am Spross. Bei andern Arten fand Strasburger an der Basis des Stengels Adventivknospen (L. aloïfolium, reflexum u. a.). — Da die Blätter von Anfang an dicht gedrängt über und neben einander entstehen, somit die Oberfläche des Stammes dicht bedecken, so fehlen ursprünglich nicht nur Internodien (ähnlich wie bei Ophioglossum, Marattia, Aspidium, Isoëtes), sondern es fällt auch die äußere Rindenschicht des Stammgewebes genetisch mit dem Gewebe der Blattbasen zusammen: erst durch späteres intercalares Wachsthum rücken die Blätter aus einander und tritt eine in vielen Fällen scharfe Grenze zwischen Blattbasis und Stamm ein.

Die Blattanlagen der Lycopodien erscheinen am Vegetationskegel als vielzellige Protuberanzen von beträchtlicher Breite; sie wachsen anfangs an der Spitze fort, die aber meist bald in eine haarartige Verlängerung sich verliert, während das Wachsthum basalwärts intercalar fortschreitet. Die Größe und die Form der Blätter ist sehr verschieden von Art zu Art; immer aber sind sie einfach, unverzweigt, nicht gestielt, mit schmaler Basis sitzend, zuweilen dem Stamm bis auf die freie Spitze aufliegend (ähnlich

wie bei Thuja); gewöhnlich aber sind sie ganz frei, nadelförmig oder nur von geringer Breite; wie bei allen Lycopodinen ist nur ein Mittelnerv (keine Seitennerven) vorhanden. Die Blattstellung ist bald verticillirt, bald schraubig, zuweilen beides an derselben Pflanze. Die Wirtelstellung kann in decussirten Paaren, in drei-, vier- oder vielgliedrigen Quirlen auftreten, die bei kriechenden Stämmen meist auf eine die Axe schief schneidende Querzone aufgesetzt sind. Die Zahl der Quirlglieder ist an derselben Sprossaxe variabel. Nach Hegelmaier sind die Blattquirle ächte, ihre Blätter entstehen simultan auf gleicher Höhe am Vegetationspunkt, ebenso sind aber auch die schraubigen Stellungen von Anfang an schraubig und in ihren Divergenzen treten keine auffallenden Verschiebungen ein. Sehr merkwürdig sind die kleinen, und dabei höchst variabeln Divergenzen der Blätter, die schon Braun erkannte, er fand bei L. clavatum die Divergenzen $^2/_9$, $^2/_{11}$, $^2/_{13}$, $^2/_{15}$, $^2/_{10}$ bei schraubiger Anordnung und vier- bis achtgliedrige Quirle; bei annotinum $^2/_7$, $^2/_9$ Divergenz und vier- bis fünfgliedrige Quirle; bei L. inundatum $^2/_9$ Divergenz und fünfgliedrige Quirle u. s. w. (bot. Zeitg. 1872, p. 815).

Die Wurzeln bei den kriechenden oder kletternden Hauptstämmen der Lycopodien kommen einzeln hervor, um in den Boden eindringend in gekreuzten Ebenen sich zu gabeln; es wurde schon erwähnt, dass bei aufrecht wachsenden Lycopodienstämmen z. B. denen von L. Selago, phlegmaria, aloïfolium sämmtliche Wurzeln als ein Büschel an der Basis des knollig aufschwellenden Stammes austreten; diese Wurzeln entspringen jedoch viel höher oben im Stamm, nach Strasburger bis 5 Ctm. hoch und selbst über der ersten Gabelung; sie entstehen selbstverständlich am Umfang des axilen Gefäßbündelkörpers, haben aber das Eigenthümliche, dass sie im Inneren des Grundgewebes des Stammes hinabwachsen und dort gelegentlich sogar dichotomiren (man vergl. übrigens Angiopteris p. 282).

Die Sporangien der Gattung Lycopodium sitzen einzeln auf der Basis der Blätter. Sie sind, wie bei allen Lycopodinen, beträchtlich größer als bei den Farnen, kurz und breit gestielt, die Kapsel ungefähr nierenförmig quer zur Mediane des Fruchtblattes verbreitert. Sie springen durch einen in dieser Richtung über den Scheitel hinlaufenden Riss auf, in zwei an der Basis vereinigt bleibende Klappen. Die darin enthaltenen kugeltetraëdrisch geformten, ziemlich kleinen Sporen sind sehr zahlreich, von gleicher Form und Größe und mit verschiedenen Verzierungen des Exosporiums versehen. — Die Sporangien entspringen aus einer Gruppe von Oberflächenzellen der Blattbasis und erscheinen anfangs als flache, die ganze Breite des Blattgrundes einnehmende Buckeln. Ein axiler Längsschnitt durch eine junge Sporangienanlage zeigt auch hier eine hypodermale Archesporzelle, bei der Breite des Sporangienhöckers ist es aber fraglich, ob das Archespor nicht eine Zellreihe ist. Die anfangs einschichtige Sporangienwand spaltet sich später, und dieser Vorgang wiederholt sich in der innern der so gebildeten Zellschichten. Von den drei so entstandenen Zell-

schichten wird die innerste zu Tapetenzellen, die an dem untern, nicht an die Wand angrenzenden Theil des sporogenen Zellcomplexes von den benachbarten Zellen abgeschieden werden. — Die Sporenmutterzellen isoliren sich, bilden dicke Wände und zerfallen in vier Fächer (»Specialmutterzellen«), innerhalb welcher jeder der vier Protoplasmakörper sich mit der bleiben-



Fig. 227. Ein dichotomirter Fruchtzweig von Lycopodium Chamaecyparissus im Längsschnitt, (schwach vergr.). — *ff* der axile Gefäßbündelkörper, *bb* Blätter, *ss* die jungen Sporangien.

den Sporenhaut umgiebt. Erst wenn diese ihre Buckeln, Stacheln u. dgl. erhalten hat, lösen die Kammerwände der Mutterzellen sich auf.

Gewebeformen. Die Epidermis der Blätter von L. annotinum, clavatum, Selago hat auf beiden Seiten Spaltöffnungen, oft in kleinen Gruppen; die vierzeilig beblätterten heterophyllen Arten haben auf der inneren Blattfläche Stomata, auf der Außenfläche nur an der erdwärts gekehrten Seite des angewachsenen Theiles. Die Wurzelepidermis ist zuweilen wie bei L. clavatum stark cuticularisirt.

Das Grundgewebe des Stammes ist zuweilen, wie bei L. inundatum, überall dünnwandig, gewöhnlich aber, zumal die inneren Lagen, dickwandig, prosenchymatisch, selbst sklerenchymatisch, jedoch nicht gebräunt, wie bei den Farnen (Fig. 228). Gegen den axilen Strangcylinder grenzt sich das Grundgewebe durch eine kräftig ausgebildete

Strangscheide ab, welche 1—3schichtig ist. — In den Blättern der heterophyllen Arten sind Lufthöhlen im Grundgewebe; bei L. inundatum auch im Stamm; bei dieser Art fand HEGELMAIER auch in Stamm und Blättern (je einen im Mittelnerv) Gummigänge, welche durch Auseinanderweichen von Zellen entstehen; die Grenzzellen ragen dann wie kolbige Haare in den Gang hinein; L. annotinum hat solche Gänge nur in der Ähre.

Die Gefäßbündel der Lycopodien sind sehr charakteristisch: in Stamm und Wurzel je ein axiler mächtiger Strang von meist rundem Querschnitt. In diesem liegen (Fig. 228) Bänder von Xylem ganz getrennt, oder in verschiedener Weise unter sich verschmelzend, so dass das Xylem Figuren bildet, welche durch einen axilen Längsschnitt symmetrisch halbirt werden. Querschnitte in verschiedenen Höhen eines Sprosses zeigen verschiedene Bilder des Xylems, weil die Bänder in ihrem Längslauf anastomosiren. Diese Xylembänder bestehen wie bei den Farnen aus oben und unten zugespitzten Tracheiden, die von außen nach innen an Weite zunehmen und, wenn sie eng sind, rundliche, wenn sie weit sind, spaltenförmige Tüpfel haben. Nur an den äußeren Kanten der Xylembänder liegen sehr enge Spiralfaserzellen. Die Concavität der Blätter ist in kriechenden und schiefen Stämmen immer aufwärts gerichtet; sie sind in eine engzellige Phloëmmasse eingeschlossen, in welcher zwischen den Bändern weitere Zellen reihenweise liegen, die, wenn sie auch nach HEGELMAIER keine Siebplatten besitzen, doch als Repräsentanten der Siebröhrenzellen gelten können. Zwischen den äußeren Kanten der Xylembänder liegen am Umfang die «Protophloëmzellen« (bastähnliche Fasern); es findet also eine Anordnung statt, die in mancher Beziehung an die im Axencylinder der Wurzel erinnert. Innerhalb der Strangscheide ist das periphorische Phloëm von einigen Schichten weiterer Zellen umgeben, die HEGELMAIER als Phloëmscheide bezeichnet und die wohl auch der gleichnamigen Schicht der Farne entspricht. Der Axencylinder im Stamm der Lycopodien kann als aus mehreren unter sich verschmolzenen Gefäßbündeln (als ein polyarcher) gebildet betrachtet werden, wofür die Ähnlichkeit mit dem Axencylinder der Wurzeln spricht. Die Blätter enthalten je ein sehr einfach gebautes, dünnes Gefäßbündel, das von der Blattbasis aus die Stammrinde sehr schief durchsetzt, um sich tiefer unten an eine Xylemkante des Axencylinders des Stammes anzulegen

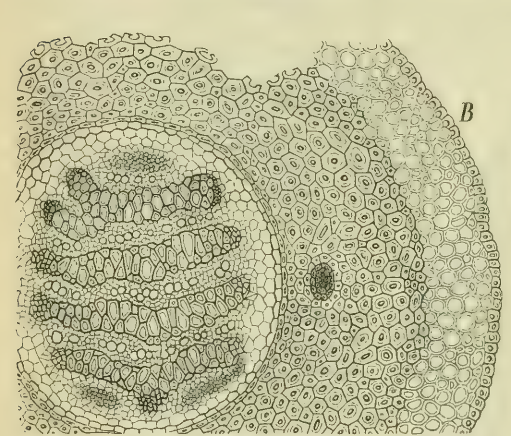


Fig. 228. Querschnitt einer Sprossaxe von Lycopodium chamaecyparissus.

Der axile Strang ist ein stammeigener; er lässt sich als Strang gestreckter Zellen (Initialstrang) bis dicht unter den Scheitel verfolgen; in ihm werden zunächst die Züge der Spiralfaserzellen der Xylembänder gebildet, an welche sich die gleichen Gebilde der Blattstränge anlegen (Fig. 227), lange bevor die Ausbildung der Tracheiden beginnt.

2. Heterospore Lycopodiaceen.[1])

Als heterospore Lycopodiaceen sind die für die Steinkohlenformation charakteristischen, in der permischen Formation erlöschenden Lepidodendron-Arten zu be-

1) Vgl. RENAULT: Cours de Botanique fossile. II. Bd. — Die Versuche, die Lepido-

zeichnen, baumartige, bis 30 Meter Höhe erreichende, dichotom verzweigte, dicht mit lanzettförmigen Blättern besetzte Gewächse, für welche die Form der rhomboidalen, aus dem «Blattkissen» und der eigentlichen kleinen Blattnarbe bestehenden, Blattnarben charakteristisch ist. Über den Bau des Stammes herrschen noch manche Zweifel. Für Lepid. Rhadumnense giebt Renault an, dass ein Durchschnitt durch einen Zweig einen homogen centralen Gefäßcylinder zeige, der aus quergestreiften Tracheiden besteht, die gegen die Mitte des Cylinders hin am weitesten sind. An diesen Cylinder legen sich die (einsträngigen) Blattspuren an, nach außen folgt eine Endodermis und darauf die mächtig entwickelte Rinde. — Für den Stamm desselben Lepid. wird ein Durchmesser von ungefähr 5 cm. angegeben. Im Centrum desselben findet sich ein in der Mitte (vielleicht nur durch Zerreißung) hohler Gefäßcylinder («cylindre ligneux»), der aus Treppen-Tracheiden besteht, am Umfange desselben sind auch hier die Blattspuren sichtbar (von einem secundären Dickenzuwachs ist hier indessen nichts nachweisbar, obwohl ja ein Verhältniss wie das für Isoëtes zu beschreibende, hier vorhanden gewesen sein kann). (Für die fossilen Stämme, welche ein ausgiebiges Dickenwachsthum besaßen wie Sigillarien, Calamodendron etc. wird die Zugehörigkeit zu den Gefäßkryptogamen jetzt in Frage gestellt). Die Rinde ist auch am Stamme viel mächtiger entwickelt, als der Gefäßkörper, in ihr finden sich Schichten sklerenchymatischer Fasern. — Die Sporangienstände der Lepidodendren stehen am Ende von Zweigen, und sind glücklicherweise theilweise in verkieseltem Zustande erhalten. Es sind ovale oder längliche, unter dem Namen Lepidostrobus bekannte Zapfen. Sie sind dicht besetzt mit Sporophyllen, deren unterer, senkrecht zur Axe verlaufender Theil je ein großes Mikro- oder Makrosporangium trägt. Für die Mikrosporangien wird eine Länge von gegen 2 cm. angegeben. Sie saßen wie die Makrosporangien auf der Oberseite der Blattbasis. Die kugeligen Makrosporen besaßen einen Durchmesser von 0,8 mm, während für die tetraedrischen Mikrosporen eine Länge der Tetraederaxe von 0,1 mm angegeben wird. — Mikro- und Makrosporangien sind entweder in denselben oder in verschiedenen Zapfen erhalten, letzterer Umstand könnte aber auch auf einer Unvollständigkeit des Erhaltungszustandes beruhen.

B) Die Psilotaceen.

Die Familie der Psilotaceen umfasst nur die beiden Gattungen Psilotum und Tmesipteris, sparrige kleine Sträucher, von denen Tmesipteris Australien angehört, Psilotum in Madagaskar, Molukken, Sandwichinseln etc. vorkommt. — Bei Psilotum erhebt sich der sehr vielfach verzweigte, überall gabelig entwickelte, dünne Stamm in Form eines mageren Strauches aus der Erde, wo ein Verzweigungssystem des Stammes selbst die Wurzeln der ganz wurzellosen Pflanze ersetzt; die Blätter sind spärlich und selbst am oberirdischen Theil des Sprossungssystems nur als kleine spitze Schüppchen entwickelt. Die Sporangien erscheinen zu je drei (bis vier) an ganz kurzen kleinen Seitensprossen der langen Gabeläste, ohne dichte Fruchtstände zu bilden.

Der vielfach gegabelte mehrkantige, dünne Stamm von Psilotum soll an den unterirdischen Sprossen eine dreiseitige Scheitelzelle besitzen.

---

dendren den andern heterosporen Lycopodinen (Selaginellen, Isoëten) zu nähern, sind wenig glücklich gewesen. Viel mehr Analogie haben sie mit den homosporen Lycopodiaceen, denen wir sie anreihen; die Heterosporie kann sehr wohl in ein- und demselben Verwandtschaftskreise mehrfach aufgetreten sein.

welche nach Naegeli und Leitgeb drei schraubig gewundene Reihen von Segmenten bildet, indem die Hauptwände wie bei vielen Moosen in anodischer Richtung vorgreifen. Die kleinen, entferntstehenden, sogar des Gefäßbündels ganz entbehrenden Blätter zeigen in ihrer Stellung auf den Kanten des Stammes keine direkte Beziehung zu den Dichotomien desselben. Psilotum triquetrum ist ein völlig wurzelloser Strauch, der aber zahlreiche unterirdische Sprosse bildet, welche den Dienst der Wurzeln versehen und diesen ungemein ähnlich sind. An den der Bodenoberfläche näher hinziehenden Rhizomsprossen bemerkt man mit der Lupe winzig kleine Blätter von weißlicher Farbe und pfriemlicher Gestalt; die tiefer liegenden, wurzelähnlichen Sprosse haben ein stumpferes Ende und lassen auch mit der Lupe keine Spur von Blättern erkennen; während bei jenen der anatomische Bau noch dem der ächten Stammaxen dieser Pflanze entspricht, sind bei den letztgenannten die Gefäßstränge, wie bei ächten Wurzeln, in eine axile Gruppe vereinigt. Die noch mit sichtbaren Blattrudimenten versehenen Sprosse können sich aufwärts wenden, ergrünen und in gewöhnliche Laubsprosse umwandeln, die wurzelähnlichen Triebe, die sonst dünner sind, können sich ebenfalls aufwärts wenden, dabei dicker werden und das Ansehen gewöhnlicher, oberflächlicher Rhizomsprosse annehmen. In diesem Punkte also unterscheiden sie sich schon von ächten Wurzeln, noch mehr aber durch den Mangel einer Wurzelhaube; sie endigen in einer Scheitelzelle, die nach verschiedenen Richtungen hin alternirend schiefe Segmente bildet. Das Wichtigste aber ist, dass diese Sprosse wirklich Blattanlagen besitzen, diese bestehen aber nur aus wenigen Zellen, die nicht über die Oberfläche hervorragen, sondern im Gewebe versteckt bleiben. Man erkennt sie am besten im Längsschnitt, wo sie aus einer Scheitelzelle und aus zwei bis fünf Zellen in der charakteristischen Anordnung der Blätter bestehen. Solche wenigzellige Blattanlagen kommen auch an den gewöhnlichen Rhizomsprossen vor, wo sie sich aber weiter entwickeln, zumal wenn das Sprossende über den Boden hervortritt. Die wurzelähnlichen Sprosse verzweigen sich wie die gewöhnlichen.

Ob Tmesipteris ähnliche unterirdische Sprosse, oder ächte Wurzeln besitzt, ist, wie es scheint, nicht bekannt, da die Pflanze wohl nirgends lebend kultivirt wird, und die Herbarexemplare (wenigstens die mir bekannten) nur Sprossstücke enthalten. Die (wie es scheint vertikal gerichteten) Blätter sind bedeutend größer als bei Psilotum und von einem Gefäßbündel durchzogen. Verzweigung scheint hier selten einzutreten, jedenfalls seltener als bei Psilotum.

Eigenthümlich ist die Stellung der Sporangien. Sie sind dem Scheitel kurzer Zweige, die zwei Blätter tragen, eingesenkt, und stellen hier bei Psilotum scheinbar ein drei- (zwei- bis vier-) fächeriges, bei Tmesipteris ein zweifächeriges Sporangium vor.

Die kleinen Sporangienstände werden am Vegetationskegel des Haupt-

sprosses in ähnlicher Weise angelegt, wie die Zweige. Unterhalb des Gipfels der Sporangienstandanlage sprossen dann zwei gesonderte Blattanlagen hervor. Durch eine an ihrer Insertionsstelle auftretende Wucherung des Sporangienzweiggewebes werden sie aber auf gemeinsamer Basis emporgehoben und stellen dann scheinbar ein einziges, zweispaltiges Blatt dar. Die Sporangien sind dem verbreiterten Gipfel des Zweigchens eingesenkt und stimmen in ihrer Entwicklung mit den Sporangien anderer Eusporangiaten überein, sie bilden bei Psilotum meist drei (zuweilen zwei oder vier) durch drei Längswände (die aus wenigen Zellschichten bestehen) und eine axile Gewebemasse gesonderte Fächer, die stark nach außen protuberiren. — In den fertilen Zweig tritt ein, unterhalb der Sporangien endigendes Gefäßbündel ein. Das Zweigstück unterhalb der Sporangien ist meist sehr kurz, und ist deshalb theilweise irrigerweise für den »Stiel« des dreifächerigen an der Basis des zweispaltigen Blattes entspringenden Sporangiums gehalten worden. Die Unrichtigkeit dieser Anschauung ergiebt sich aus der Entwicklungsgeschichte und daraus, dass die fertilen Zweige zuweilen eine Länge von über 1 cm erreichen und in Allem sich den sterilen gleich verhalten (GOEBEL a. a. O.). Die reifen Sporangien zeigen auf ihrer Mitte eine längs verlaufende Einkerbung, dies ist die Stelle, wo sie sich später durch einen Längsriss öffnen. — Bei Tmesipteris tragen die Sporangienstände regelmäßig nur zwei Sporangien, von denen eines der Hauptaxe zu- das andere abgekehrt ist.

Psilotum besitzt einen stammeigenen Strang[1], dessen Querschnitt in den über den Boden tretenden Ästen fast kreisförmig ist, vom umgebenden Parenchym ist er durch eine Endodermis abgegrenzt. Der Gefäßtheil ist aus 3—8 Gefäßgruppen zusammengesetzt; die übrige Masse des Gefäßbündels besteht im Centrum desselben aus einem Sklerenchymfaserstrang, zwischen den Gefäßgruppen aus Parenchym, und in diesem aus zumal in der Peripherie zerstreuten wenigzelligen Gruppen etwas engerer und dickwandigerer Siebröhren.

C) Die Ligulaten[2].

Als Ligulaten werden die beiden letzten Gruppen der Lycopodinen,

1) Vgl. DE BARY vergl. Anatomie pag. 362 ff.

2) HOFMEISTER: Vergl. Unters. 1851. — HOFMEISTER: Entw. von Isoëtes lac. in Abh. der Kgl. Sächs. Ges. der Wissensch. IV 1858. — NAEGELI und LEITGEB: Über Entstehung und Wachsth. der Wurzeln in NAEGELI's Beitr. zur wissensch. Bot. Heft IV. 1867. — A. BRAUN: Über Isoëtes in Monatsber. der Berliner Acad. 1863. — MILDE: Filices Europae et Atlantidis. Leipzig 1867. — MILLARDET: Le prothallium mâle des crypt. vasc. Straßburg 1869. — PFEFFER: Entw. des Keims der Gattung Selaginella in HANSTEIN's bot. Abhandlung. IV. 1871. — JANCZEWSKI: Bot. Ztg. 1872. p. 441. — TSCHISTIAKOFF: Über Sporenentw. von Isoëtes in Nuovo giornale Botanico Ital. 1873, p. 207. — RUSSOW: Vergl. Unters. Petersburg 1872. p. 134 ff. — GOEBEL: Beitr. zur vergl. Entwicklungsgesch. der Sporangien. Bot. Ztg. 1880 u. 1881. — DE BARY: Vergl. Anatomie, Isoëtes. p. 291, 361, 641. — BRUCKMANN: Über Anlage und Wachsthum der Wurzeln von Lycopodium und Isoëtes. Jen. Zeitschr. für Naturw. VIII, 522. — KIENITZ-GERLOFF, Entwicklung des Em-

die Selaginellen und Isoëten, zusammengefasst. Sie haben beide zweierlei Sporen, große weibliche Makro- und kleine männliche Mikrosporen.

Die Mikrosporen von Isoëtes und Selaginella bilden wie die der heterosporen Farne außer dem Antheridium noch ein einzelliges, rudimentäres Prothallium.

1) Die Geschlechtsgeneration. Die Mikrospore von Isoëtes lacustris wird nach der Winterruhe in eine sehr kleine sterile und eine den ganzen

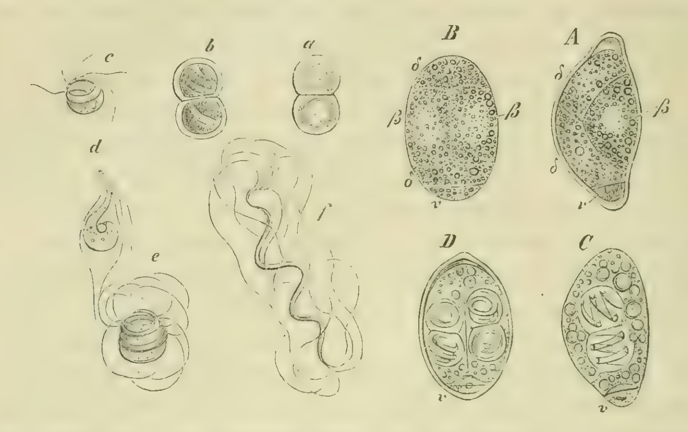


Fig. 229. Keimung der Mikrosporen von Isoëtes lacustris nach Millardet. — *A* und *C* Mikrosporen von der rechten Seite, *B* und *D* von der Bauchseite gesehen; in *A* und *B* die Bildung des Antheridiums: δδ dessen Rückenzellen, ββ dessen Bauchzellen; in *C* und *D* die Spermatozoidenbildung, die δ und β wieder verwischt; *v* ist in *A* bis *D* die vegetative Zelle (Prothallium Millardet's). — *a* bis *f* Entwicklung der Spermatozoiden (*A*—*D*, *a*—*d* ist 580mal, *e* und *f* 700mal vergr.).

übrigen Inhalt umfassende große Zelle zerlegt (Fig. 229 *A*—*C*); jene, durch eine feste Zellstoffwand abgeschlossen (*v*), erleidet keine erheblichen Veränderungen mehr; die letzte (die Antheridiummutterzelle) dagegen zerfällt in vier hautlose Primordialzellen, von denen die beiden bauchständigen je zwei, zusammen also vier Spermatozoidmutterzellen erzeugen, während die zwei andern Zellen verdrängt und resorbirt werden. — Auch bei den Selaginellen wird lange vor dem Ausfallen der Sporen aus dem Sporangium zunächst eine kleine sterile Zelle durch eine feste Wand abgetrennt und zerfällt die andere große (die Antheridiummutterzelle) in eine Anzahl (6—8) primordialer Zellen (Fig. 231 *A*—*D*). Nach Millardet liefern nur zwei innere Zellen die Mutterzellen der Spermatozoiden, die dann, sich vermehrend, die übrigen verdrängen und die Spore ausfüllen, während Pfeffer bei Sel. Martensii und caulescens findet, dass die zuerst entstandenen Primordialzellen des Antheridiums sich sämmtlich weiter theilen und endlich in der Bildung von Spermatozoiden aufgehen. Bei Isoëtes sind die Spermatozoiden lang und dünn, an beiden Enden sich verdünnend und

bryos von Isoëtes lacustris. Bot. Ztg. 1881. — Treub: Recherches sur les organs de la végétation du Selaginella Martensii. Musée botanique de Leide II. — Hegelmaier: Zur Kenntniss einiger Lycopodinen. Bot. Ztg. 1874.

beiderseits in einen Pinsel dünner, langer Cilien zerspalten; bei Selaginella sind sie kürzer, hinten dick, nach vorn fein ausgezogen und dort in zwei feine, lange Cilien zertheilt; im vollständig entwickelten Zustand sind die Spermatozoiden gestreckt schraubig oder kurz spiralig zusammengerollt. — Ihre Entstehung in den Mutterzellen ist in beiden Gattungen die gleiche und stimmt im Wesentlichen mit der bei den Farnen überein. Der schraubige Körper des Spermatozoids differenzirt sich durch Spaltung des Protoplasmas der verdichteten Kernperipherie der Mutterzelle, von vorn nach hinten fortschreitend; nach seiner Entstehung ist das Spermatozoid um eine centrale Vacuole spiralig herumgelegt; diese letztere, von einem feinen Häutchen umgeben, bleibt nicht selten am Hinterende des ausgeschlüpften Spermatozoids hängen und wird von diesem mit fortgeführt. — Die Bewegung dauert bei denen von Isoëtes nicht länger als fünf Minuten, bei Selaginella $^1/_2$—$^3/_4$ Stunde. — Vom Beginn der Keimung bis zur vollständigen Entwicklung der Samenfäden sind bei Isoëtes ungefähr drei Wochen, dieselbe Zeit ist bei Selaginella von der Sporenaussaat an gerechnet nöthig.

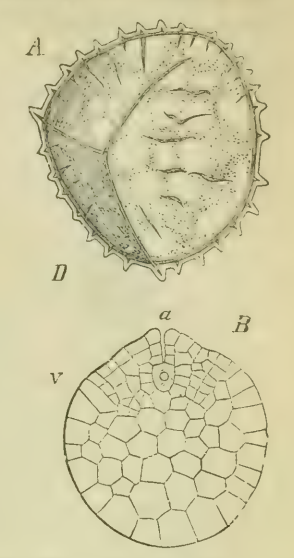


Fig. 230. Isoëtes lacustris nach Hofmeister; *A* Makrospore zwei Wochen nach der Aussaat in Glycerin durchsichtig gemacht (60); *B* Längsschnitt des Prothalliums, vier Wochen nach der Aussaat, *a* Archegonium (40).

Die Makrosporen erzeugen das weibliche Prothallium; in noch höherem Grade, als bei den heterosporen Farnen, ist dieses ein endogenes Gebilde; es zeigt in dieser Hinsicht und in der Art seiner Entwicklung eine noch größere Aehnlichkeit mit dem Prothallium in den Makrosporen (dem Embryosack) der Gymnospermen und selbst der Angiospermen. — Bei Isoëtes beginnt wenige Wochen nach dem Freiwerden der Makrosporen aus dem verwesenden Makrosporangium der Innenraum mit Zellgewebe sich zu füllen, dessen Zellen anfangs noch sämmtlich nackt (hautlos) sind; erst wenn das ganze Endospor mit ihnen erfüllt ist, erscheinen sie durch feste Häute begrenzt (Fig. 230). Unterdessen verdickt sich die Haut des Endosporiums, differenzirt sich in Schichten und nimmt ein feinkörniges Aussehen an, Erscheinungen, die wie Hofmeister hervorhebt, in gleicher Weise am Embryosack der Coniferen hervortreten. Indem nun das kugelige Prothallium aufschwillt, springen die drei zusammenstoßenden Kanten des Exosporiums der Länge nach auf und lassen so einen dreistrahligen Spalt entstehen, an welchem das Prothallium nur noch von der Endosporiumhaut überzogen ist; auch diese «blättert sich ab», erweicht und lässt endlich die entsprechenden Partien des Prothalliums zu Tage treten. Auf dem Scheitel desselben erscheint das erste Archegonium; wird

dieses nicht befruchtet, so können noch mehrere andere seitlich gelegen sich bilden. — Bei den Selaginellen findet man schon zu der Zeit, wo die Makrosporen noch im Sporangium liegen, die Scheitelregion jener mit einem kleinzelligen meniskenförmigen Gewebe ausgekleidet, welches wahrscheinlich während des Heranreifens der Spore durch Zerfallen einer Protoplasmaanhäufung entsteht. Dieses Gewebe erzeugt später die Arche-

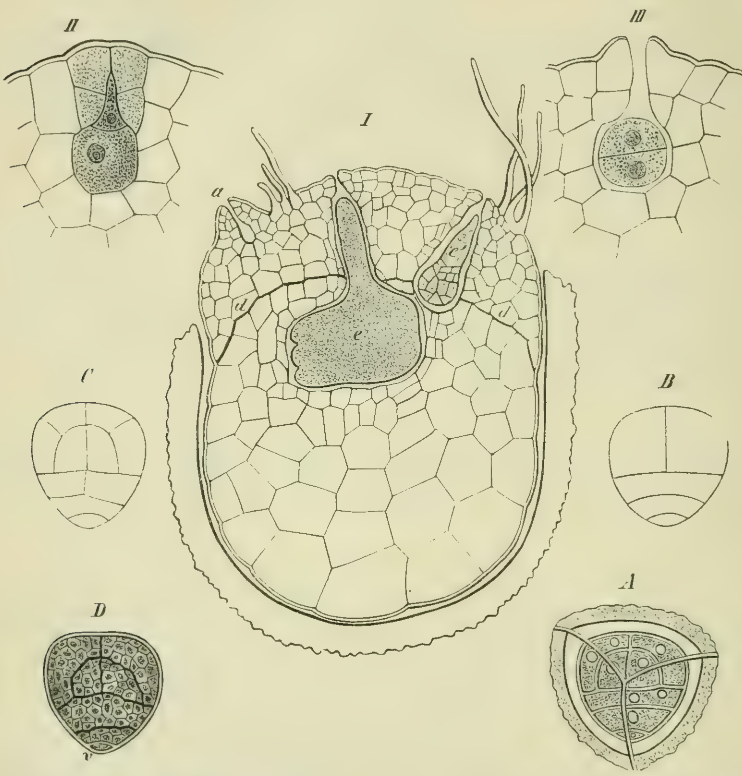


Fig. 231. Keimung von Selaginella nach PFEFFER. *I—III* S. Martensii, *A—D* S. caulescens. — *I* Längsschnitt einer mit Prothallium gefüllten Makrospore (*d* das Diaphragma), in welcher zwei Embryonen *e*, *e'* in Bildung begriffen sind. — *II* ein junges noch nicht geöffnetes Archegonium; *III* ein Archegonium mit der befruchteten und einmal getheilten Eizelle. — *A* eine die Theilungen des Endospors zeigende Mikrospore; *B*, *C* verschiedene Ansichten dieser Theilungen; *D* die Mutterzellen der Spermatozoiden im fertigen Antheridium.

gonien und ist also das eigentliche Prothallium; einige Wochen nach der Aussaat aber beginnt unterhalb desselben im Sporenraum die Bildung freier Zellen, welche endlich den ganzen Raum erfüllen und zu einem großzelligen Gewebe zusammenschließen, welches als secundäres Prothallium bezeichnet werden mag[1]). — Die Bildung der Archegonien beginnt

1) PFEFFER verglich dasselbe mit dem Endosperm der Angiospermen und nannte es auch so; da aber die Homologie beider Bildungen so lange zweifelhaft sein muss, bis die Vorgänge in der Makrospore der Selaginellen besser bekannt sind, so ist ein indiffe-

schon vor dem Aufreißen des Exospors, welches hier ähnlich wie bei Isoëtes erfolgt. Das erste nimmt auf dem Scheitel des Prothalliums seinen Ursprung, andere entstehen, gleichgültig ob dieses befruchtet ist oder nicht, in centrifugaler Folge auf den freigelegten Theilen des Prothalliums.

Bei beiden Gattungen wird das Archegonium durch Theilung einer Oberflächenzelle parallel der Oberfläche angelegt; die äußere der beiden neuen Zellen zerfällt durch Kreuztheilung in vier, deren jede durch schiefe Quertheilungen in über einander liegende Zellen sich spaltet; so entsteht der bei Selaginella aus vier zweigliederigen, bei Isoëtes aus ebensoviel viergliedrigen Reihen gebildete Hals. Die untere der beiden ersten Zellen, die Innenzelle, treibt einen engen Fortsatz zwischen die Halszellen, der sich als Halskanalzelle absondert (Fig. 229 *II*); der untere umfangreiche Theil, die Centralzelle im Sinne Janczewski's, sondert nach diesem noch eine kleine Protoplasmaportion ab, welche der Bauchkanalzelle der anderen Archegoniaten entspricht, um sich dann als Eizelle zu constituiren, während die beiden Kanalzellen verschleimen und aus dem geöffneten Hals ausgestoßen werden, um die Spermatozoiden zur Eizelle eintreten zu lassen.

2) Die sporenbildende Generation. Anlage des Embryos. Auch bei Isoëtes wird der Embryo durch drei auf einander rechtwinklige Wände in Octanten zerlegt. Auch die Orientirung des Cotyledons und der Wurzel sowie des Fußes sind dieselben wie bei den Filicineen, nur soll nach Kienitz-Gerloff (während der Cotyledon wie gewöhnlich aus zwei Octanten hervorgeht) die Wurzel in ihrer Bildung nicht wie gewöhnlich einen, sondern zwei Octanten beanspruchen, der Fuß aber vier. Für den Stammscheitel bliebe somit nichts übrig, was nicht sehr wahrscheinlich erscheint, vielmehr glaube ich, dass derselbe auch hier aus demselben Octanten wie bei den Filicineen hervorgeht, aber weil er, wie alle Organe von Isoëtes keine Scheitelzelle besitzt und früh ein Blatt entwickelt, leicht übersehen werden kann. Es erheischt dieser Punkt erneute Prüfung. Auch Selaginella, deren Embryoentwicklung Pfeffer untersucht hat, weicht von den Farnen und Equiseten in mehreren Punkten ab. — Die Basalwand steht quer zur Archegonienaxe. Aus der oberen (hypobasalen Hälfte) der Eizelle geht durch ansehnliche Längsstreckung der Embryoträger hervor, ein Gebilde, welches allen anderen Gefäßkryptogamen fehlt, bei den Samenpflanzen aber fast allgemein vorkommt, und durch welches also die Selaginellen den Samenpflanzen noch näher treten. Der Embryoträger bleibt selten eine einfache Zelle, gewöhnlich treten einzelne oder zahlreiche Theilungen in seinem unteren Theile auf (Fig. 232 *A*, *B* . . .). Der Embryo selbst ent-

renter Namen vorzuziehen. Wahrscheinlich ist der Vorgang der, dass der Inhalt der Makrospore sich theilt in zwei hautlose Zellen, von denen die eine nach dem Pol der Makrospore wandert und dort das primäre Prothallium erzeugt, während die andere zunächst am Grunde der Makrospore liegen bleibt und erst später das secundäre Prothallium liefert.

steht aus der unteren (epibasalen) Hälfte der Eizelle. Durch die Streckung der letzteren wird die Keimmutterzelle unter Compression und Resorption der betreffenden Zellen zuerst in das primäre, dann in das secundäre Prothallium hinabgeschoben, in welchem sich nun der Embryo, ähnlich wie der der Gymnospermen, weiter entwickelt. In der epibasalen Hälfte des Embryo's setzt sich nun der Basalwand (*I* Fig. 232) die Transversalwand (*II* Fig. 232) rechtwinklig auf. Eine Medianwand findet sich nach PFEFFER's Angaben hier nicht [1]), vielmehr setzen sich die weiter auftretenden Wände rechtwinklig an die Transversalwand (*II* Fig. 232) an. Auf der einen Seite

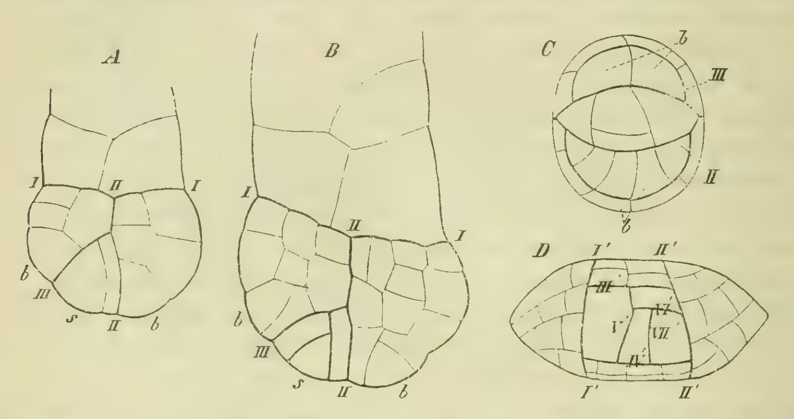


Fig. 232. Embryobildung von Selaginella Martensii nach PFEFFER. — *A*, *B* unterer Theil des Embryoträgers mit der Scheitelzelle *s* der Stammanlage; *b b* die ersten Blätter. — *C* Scheitelansicht des vorigen. *D* die Scheitel allein, von oben gesehen, im Begriff zwei neue Scheitelzellen (rechts und links) zu bilden. — *I* Basal-, *II* Transversalwand; *I'*, *II'*, *III'*, *IV'*, *V'*, *VI'*, *VII'* die Längswände, durch welche zwei neue Scheitelzellen gebildet werden.

derselben wird durch die Wand *III* die Mutterzelle des Stammes (*s* Fig. 232) herausgeschnitten, während der untere Theil derselben Hälfte den einen Cotyledon liefert (*b* Fig. 232), und der andere aus der andern Hälfte, die auch den Fuß liefert, hervorgeht. — Die Stammanlage besitzt eine «zweischneidige» (abwechselnd rechts und links Segmente abgliedernde) Scheitelzelle. Eine innere Gewebemasse differenzirt sich bald als Initialstrang des axilen Stranges, eine peripherische als Dermatogen und Periblem. Durch die Ausdehnung des Fußes wird das Stengelglied nach der anderen Seite hinübergedrückt, so dass der Scheitel horizontal, später sogar aufwärts zu liegen kommt (Fig. 234 *I*), so dass endlich bei der beginnenden Streckung des Embryos die Knospe mit ihren ersten Blättern, den Cotyledonen, aufrecht aus dem Scheiteltheil der Spore herauswächst. Zwischen dem Fuß und dem Embryoträger bildet sich ziemlich spät die erste Wurzelanlage, eine Seitenwurzel, deren Scheitelzelle aus einer inneren Gewebezelle des älteren

---

1) Es wäre sehr wohl denkbar, dass dieselbe doch vorhanden ist, da zur Zeit der PFEFFER'schen Untersuchungen die Fragestellung noch eine andere war, jedenfalls wäre eine Nachuntersuchung erwünscht.

Segments entsteht, deren erste Wurzelkappe aber durch Spaltung des darüber hinziehenden Dermatogens in zwei Schichten angelegt wird; die späteren Wurzelkappen entstehen aus der Scheitelzelle der Wurzel selbst.

Es wurde früher erwähnt, dass bei Pteris die Lage der Scheitelzelle des fortwachsenden Stammes um 90° gegen die des Embryos gedreht ist. Etwas Ähnliches geschieht bei Selaginella insofern, als hier die zwischen den beiden ersten Blattanlagen liegende Scheitelzelle durch Wände so getheilt wird, dass dadurch eine vierseitige keilförmige Scheitelzelle entsteht (Fig. 232, *C*, *D*), deren Segmente in decussirten Paaren auftreten. In dem 5. oder 6. Segment wird nun durch eine gegen die vierseitige Scheitelzelle convex gekrümmte Wand eine zweite vierseitige Scheitelzelle formirt, so dass eine die beiden Scheitelzellen durchschneidende Längsebene rechtwinklig sich schneidet mit der gemeinsamen Mediane der ersten Blätter und der der ursprünglichen zweischneidigen Scheitelzelle. — Jede der beiden vierseitigen Scheitelzellen bildet nun einen Gabelspross, keine von beiden wächst in der Richtung des hypocotylen Gliedes fort; die Gabelung erfolgt also unmittelbar über den ersten Blättern oder den Cotyledonen. Die vierseitigen Scheitelzellen der beiden Sprossanlagen werden jedoch bald in zweiseitige, je zwei Segmentreihen bildende Scheitelzellen umgeformt.

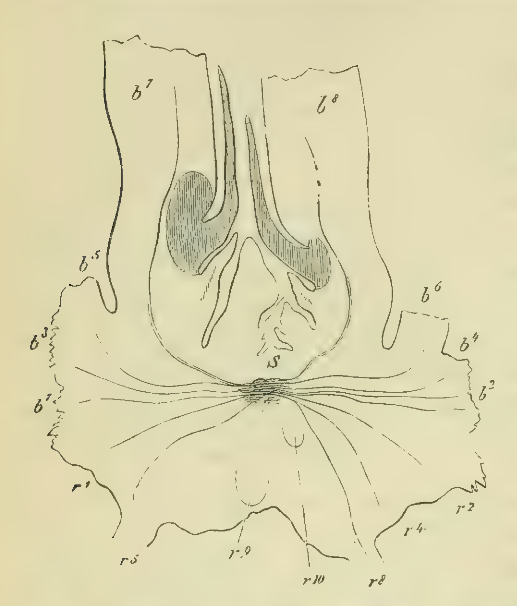
Die Anlage aller Organe und die Dichotomirung findet immer vor dem Hervortreten des Embryos aus der Spore statt.

Äußere Gliederung. Der Stamm ist bei Isoëtes durch sein außerordentlich geringes Längenwachsthum ausgezeichnet, womit hier wie auch sonst in ähnlichen Fällen (Ophioglosseen, Marattiaceen, manche Filices) der Mangel an Verzweigung zusammenhängt; Internodien werden gar nicht gebildet, die breit inserirten Blätter bilden eine dichte Rosette, ohne irgend eine freie Oberfläche des Stammes zwischen sich übrig zu lassen. Die mit den Blättern besetzte obere Region des Stammes ist in Form eines flachen Trichters nach der Mitte, dem Scheitel hin, eingesenkt (Fig. 233). Das beträchtliche, dauernde Dickenwachsthum, wodurch sich der Stamm der Isoëten von dem aller anderen Kryptogamen[1]) unterscheidet, wird durch eine im Innern liegende, die centrale Gefäßgruppe umgebende Meristemschicht bewirkt, die nach außen hin beständig neue Paremchymlagen erzeugt; es geschieht dies vorwiegend nach zwei oder drei Richtungen des Querschnitts, so dass zwei oder drei hervortretende, von außen langsam absterbende Gewebemassen entstehen, zwischen denen ebenso viele, auf der Unterseite des Stammes zusammentreffende tiefe Furchen liegen. Aus diesen treten die in akropetaler Ordnung erzeugten zahlreichen Wurzeln reihenweise hervor.

Bei den Selaginellen bleibt der Stamm dünn, verlängert sich aber

1) Vgl. jedoch das oben über Botrychium Gesagte.

rasch, zeigt eine reichliche, monopodiale Verzweigung, die durch starke Entwicklung der Seitensprosse oft als eine gabelige erscheint, und bildet deutliche Internodien. Das Stammende erhebt sich als schlanker Kegel über die jüngsten Blätter. Die reichgegliederten Sprosssysteme sind in einer Ebene bilateral entwickelt, derart, dass sie nicht selten einen bestimmten Umriss gewinnen und einem vielfach gefiederten Blatt ähnlich werden. Überhaupt wird bei der geringen Größe der Blätter dieser Gattung der Gesammthabitus ganz vorwiegend von der Ausbildung der Zweigsysteme bestimmt: die Hauptsprosse kriechen als Rhizome oder erheben sich schief, oder sie klettern aufrecht oder sie bilden die Hauptstämmchen baum- und strauchartiger Pflanzen. In allen diesen Fällen aber findet die Zweigbildung immer in Einer Ebene statt, die Zweige stehen stets auf den Flanken der Hauptaxe, und es ist die in der Zweig- und Blattstellung so auffallend hervortretende Dorsiventralität bereits im Vegetationspunkt der Sprosse vorhanden.


Fig. 233. Isoëtes lacustris nach HOFMEISTER; Längsschnitt rechtwinklig zur Stammfurche, 10 Monate alt. S Stamm, b^1 bis b^8 Blätter, r^1 bis r^{10} Wurzeln (30). Die Ligula der zwei entwickelten Blätter ist schraffirt.

Die Blätter sind immer einfach, nicht verzweigt, nur von einem Gefäßbündel durchzogen, oben in eine einfache Spitze auslaufend, die bei den Selaginellen oft in eine feine Granne übergeht. — Die größten Blätter finden sich bei den Isoëten, wo sie 4 bis 60 Ctm. Länge erreichen. Sie sind hier in einen basalen Theil, die Scheide, und einen oberen, die Lamina, gegliedert. Die Scheide ist nicht ganz stammumfassend, sie erhebt sich aber aus sehr breiter Insertion, nach oben zugespitzt, ungefähr dreieckig; hinten convex, ist die Scheide vorn concav und auf dieser Seite mit einer großen Vertiefung (Fovea) versehen, in welcher das Sporangium befestigt ist; der Rand dieser Grube erhebt sich in Form eines dünnen häutigen Auswuchses, der bei vielen Arten sich über das Sporangium legt, dieses verhüllt (Velum = Indusium). Oberhalb der Fovea, von dieser durch den »Sattel« getrennt, liegt ein kleines Grübchen, die foveola, deren unterer Rand eine Lippe (Labium) bildet, während aus der Tiefe derselben sich ein häutiges Gebilde (die Ligula) erhebt, die außerhalb der Grube gewöhnlich aus herzförmiger Basis nach oben zugespitzt ist. (Fig. 241 L). Die chloro-

phyllhaltige Lamina des Blattes, in welche die Scheide oben übergeht, ist schmal und dick. fast stielrund, vorn aber abgeflacht und von vier weiten Luftkanälen durchzogen, welche durch Querplatten septirt sind. Diese Form zeigen die fruchtbaren Blätter aller Isoëten; es entsteht jährlich eine Rosette derselben; zwischen je zwei Jahrescyclen aber bildet sich ein Cyclus unvollkommener Blätter, die bei I. lacustris nur eine kleinere Lamina, bei den landbewohnenden aber eine ganz verkümmerte Lamina besitzen und somit schuppenförmige Niederblätter darstellen. [1])

Die Blätter der Selaginellen sind immer nur wenige Millimeter lang, aus schmaler Insertion meist erst herzförmig verbreitert nach oben zugespitzt, eirund bis lanzettförmig. Bei der Mehrzahl der Selaginellen sind die sterilen Blätter von zweierlei Größe, die einen auf der Unterseite (Schattenseite) des schief aufsteigenden Stammes angeheftet (Unterblätter) sind viel größer als die auf der Oberseite oder Lichtseite stehenden (Fig. 235 *A*) Oberblätter. Ober- und Unterblätter bilden immer vier Längsreihen (s. unten). Auf der Vorderseite über der Basis entspringt auch hier eine Ligula, abwärts von welcher über den fertilen Blättern das Sporangium steht. Die fertilen Blätter bilden eine vierkantige, gipfelständige Ähre, sind unter sich gleich groß und meist etwas anders gestaltet als die sterilen Laubblätter.

Die Blattstellung. Spiralig sind die Rosetten bei Isoëtes geordnet, nach den Divergenzen $^3/_8$, $^5/_{13}$, $^8/_{21}$, $^{13}/_{34}$; dabei werden die Divergenzbrüche um so complicirter, je größer die Zahl der jährlich gebildeten Blätter ist. — Bei den Selaginellen mit vierreihig gestellten Ober- und Unterblättern bildet je ein Ober- und ein Unterblatt ein Paar, dessen Mediane aber mit der der benachbarten Paare sich nicht rechtwinkelig, sondern schief kreuzt, ein Verhalten, welches an älteren Sprossen von S. Kraußiana oft deutlich ohne Weiteres sichtbar wird.

Der Stammscheitel besitzt bei Isoëtes keine Scheitelzelle, sondern wird von einer Gruppe von Meristemzellen eingenommen. — Sehr wechselnd und instruktiv verhalten sich die verschiedenen Selaginellaarten. Sel. spinulosa, arborescens u. a. haben einen ähnlich gebauten Vegetationskegel wie die Lycopodien, d. h. besitzen keine Scheitelzelle; Sel. serpens, Martensii, hortensis etc. haben die oben erwähnte zweiflächig zugeschärfte (zweischneidige) Scheitelzelle (s. Fig. 234 *A*); bei S. Wallichii fand Strasburger die Spitze des Vegetationskegels von zwei gleich großen Scheitelzellen eingenommen, deren jede die Gestalt eines länglichen, vierflächig zugeschärften Keiles hat. — Wie Treub fand, wechselt aber die Zellenordnung am Scheitel nicht nur nach den einzelnen Arten, sondern auch innerhalb einer und derselben Art. Bei Sel. Martensii z. B. findet man neben

1) Vgl. Beitr. zur Morphologie und Physiologie des Blattes. Bot. Ztg. 1880. p. 786.

einer »zweischneidigen« Scheitelzelle bei andern Exemplaren oft auch eine »dreiseitig pyramidale«.

Die Seitenzweige stehen dem Obigen zufolge nie in der Axel eines Blattes, sondern oberhalb eines der Unterblätter. Ihre Anlage geht nicht von einer einzigen Zelle aus, sondern eine Zellgruppe wölbt sich unterhalb des Scheitels des Hauptsprosses hervor. Anfangs besitzt der so angelegte Seitenspross keine Scheitelzelle, bei Sel. Martensii constituirt sich eine

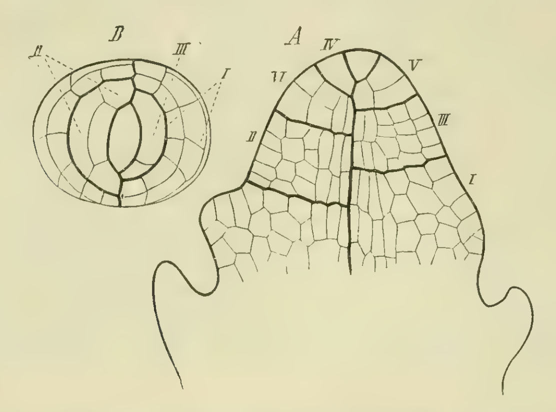


Fig. 234. Stammscheitel von Selaginella Martensii nach Pfeffer. — *A* Längsschnitt des Stammendes mit den jüngsten Blattanlagen. — *B* Stammscheitel von oben gesehen. — Die Segmente sind durch dickere Striche bezeichnet, die Segmente selbst mit römischen Zahlen numerirt.

solche, sie hat aber anfangs, wie beim Embryo (s. Fig. 232) die Form eines vierseitigen Keiles, und erst später findet man dann am Scheitel eine, wie an der Hauptaxe, zweiflächige, zugespitzte Scheitelzelle. — Die Verzweigung ist hier wie bei allen untersuchten Selaginellen somit keine gabelige, sondern eine seitlich monopodiale. — Auch die Anlage der Blätter erfolgt ähnlich wie bei den Lycopodien, indem zwei oder mehr Außenzellen des Stammvegetationspunktes sich hervorwölben und der Blattfläche den Ursprung geben.

Die Wurzeln. Die Arten der Gattung Selaginella besitzen sämmtlich ächte Wurzeln, bei einigen Arten aber, zu denen S. Martensii und Kraußiana gehören, entstehen diese an einem äußerlich wurzelartigen Gebilde, welches Naegeli Wurzelträger nennt, dem aber die Wurzelhaube fehlt. Bei S. Kraußiana entspringen die Wurzelträger auf der Oberseite des Stengels ziemlich genau am Grunde eines Zweiges, wenden sich bogenförmig herum und wachsen dann abwärts; nur ausnahmsweise entspringen hier zwei dieser Organe neben einander; S. Martensii dagegen bildet an jeder Verzweigungsstelle der Anlage noch zwei Wurzelträger, einen auf der Ober- und einen auf der Unterseite (gekreuzt mit der Verzweigungsebene), aber meist nur der letztere entwickelt sich weiter, während der obere gewöhnlich als kleiner Höcker verharrt. Die Wurzelträger entstehen

sehr nahe am Vegetationspunkt, sie werden später angelegt als die Seitenäste, in deren Nähe sie stehen und entstehen ähnlich wie die letzteren. Nach dem Aufhören des Scheitelwachsthums schwillt das Ende des noch sehr kurzen Wurzelträgers kugelig an, seine Zellen verdicken sich, und im Innern der Anschwellung entstehen bereits die ersten Anlagen ächter Wurzeln, die aber erst dann hervorbrechen, wenn der Wurzelträger durch das intercalare Wachsthum soweit verlängert ist, dass sein angeschwollenes Ende in den Boden eindringt; die Zellen des letzteren desorganisiren sich, verfließen in einen homogenen Schleim, aus welchem nun die ächten Wurzeln in den Boden hineinwachsen. Die Wurzelträger können sich, wie Pfeffer gezeigt hat (bei S. Martensii, inaequalifolia und laevigata), oft in ächte, belaubte Sprosse umwandeln, die anfangs zwar einige Abnormitäten an den ersten Blättern erkennen lassen, später aber wie normale Sprosse fortwachsen und selbst Sporangienstände bilden.

Bei Selaginella Kraußiana, cuspidata u. a. sind keine Wurzelträger vorhanden; hier entspringen an den dem Boden nächsten Gabelungsstellen des Stengels unmittelbar Wurzeln, die gleich den Wurzelträgern von S. Martensii sich gabeln, noch bevor sie den Boden erreichen; auch diese Wurzeln werden sehr früh, nahe am Vegetationspunkt des Stengels angelegt. — Diese unmittelbar aus dem Stengel sowohl als die aus den Wurzelträgern entspringenden Wurzeln verzweigen sich monopodial, und zwar so, dass die auf einander folgenden Verzweigungsebenen sich kreuzen. Die Verzweigungen der Wurzeln folgen sehr rasch auf einander, sie erscheinen am Ende der Mutterwurzel dicht gedrängt; die Scheitelzelle ist wie die der Farn- und Equisetenwurzeln tetraëdrisch (dreiseitig-pyramidal), sie hört bald auf, Segmente zu bilden, die Verlängerung jedes Gabelzweiges der Wurzel wird daher fast ausschließlich durch intercalares Wachsthum bewirkt. — Die aus den Stammfurchen von Isoëtes hervorbrechenden Wurzeln dichotomiren sich drei- bis viermal in gekreuzten Ebenen und eine Scheitelzelle ist hier nicht vorhanden, die Zellanordnung im Wurzelvegetationspunkt stimmt vielmehr mit der der Wurzeln vieler Samenpflanzen (Phanerogamen) überein.

Die Sporangien der Ligulaten sind im Verhältniss zur Blattgröße von beträchtlichem Umfang, kurz- und dickgestielt. Zu jedem Sporophyll gehört nur ein Sporangium, welches jederzeit basalwärts von der Ligula auf dem Blatt selbst (bei Isoëtes) oder oberhalb dieser am Stamm entsteht (Selaginella).

Bei Selaginella sind die Sporangien kurz gestielte rundliche Kapseln. Die Makrosporangien enthalten meist 4, selten 2 oder 8 Makrosporen. Bei der Abtheilung der Articulaten bildet nur das unterste Sporangium einer Ähre große Sporen, sonst mehrere.

Die Entwicklung der Sporangien stimmt, abgesehen von ihrem Ursprung und der Scheidung derselben in Makro- und Mikrosporangien, fast ganz mit der von Lycopodium überein (vgl. Fig. 236). Das Sporangium

entsteht aus einer Gruppe von Oberflächenzellen des Stengelvegetationspunktes, die unmittelbar über denen liegen, aus welchen das unterhalb jedes Sporangiums stehende Blatt liegt. Das Archespor wird auf ganz ähnliche Weise gebildet, wie bei Lycopodium (Fig. 236). Der sporogene Zellcomplex, der aus dem Archespor hervorgeht, ist umhüllt von einer Lage



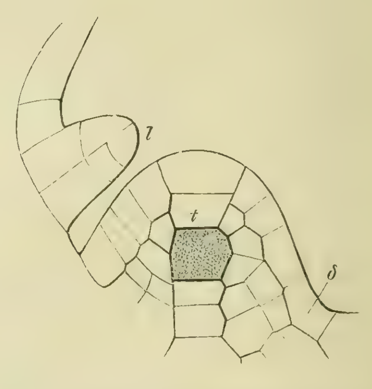


Fig. 236. Selaginella. Längsschnitt durch ein junges Sporangium und einen Theil des darunter stehenden Blattes mit der Ligula (*l*). Das Archespor ist punktirt.

Fig. 235. Selaginella inaequalifolia: *A* fertiler Zweig (2/1), *B* Gipfel desselben im Längsschnitt, links Mikro- rechts Makrosporangien tragend.

radial gestreckter Tapetenzellen (Fig. 237). Bis hierher verhalten sich Mikro- und Makrosporangien ganz gleich. Die Zellen des sporogenen Zellcomplexes isoliren sich bald und runden sich ab, und wenn es sich um Mikrosporangien handelt, so theilen sie sich sämmtlich, nach vorläufiger Andeutung einer Zweitheilung (Fig. 237 *E*, *e*, *f*), in je vier tetraëdrisch geordnete Sporen, die bis zur Reife diese Anordnung beibehalten (Fig. 237 *g h*). In den Makrosporangien dagegen wächst eine jener Mutterzellen stärker, theilt sich und erzeugt die vier Makrosporen, während alle übrigen Mutterzellen ungetheilt bleiben, sich aber (wenigstens bei Sel. inaequalifolia) noch lange Zeit neben den mächtig heranwachsenden Makrosporen erhalten; auch diese bleiben bis zum Ausfallen in ihrer durch die Theilung der

Mutterzelle gegebenen Lage nach den Ecken eines Tetraëders geordnet. Sehr häufig findet man krankhafte Makrosporen in sonst normalen Sporan-

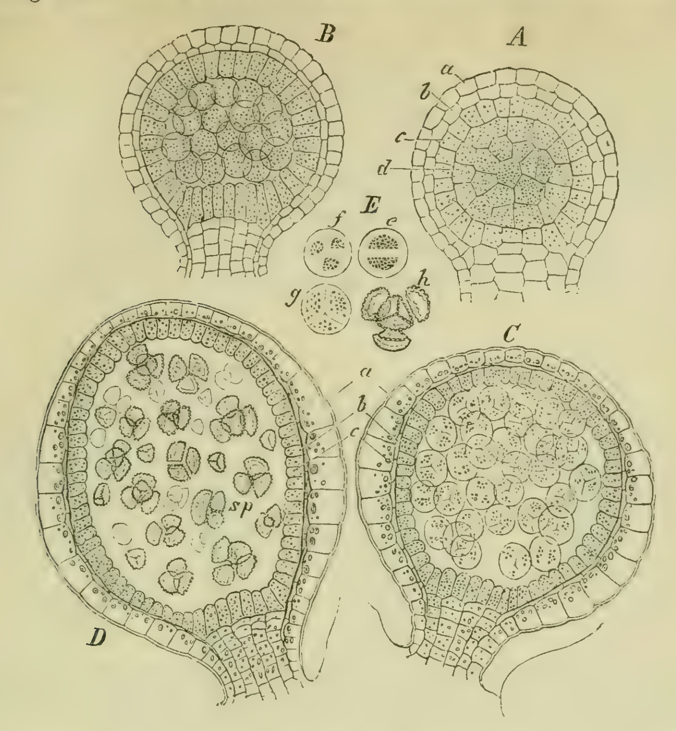


Fig. 237. Sporangien und Sporenentwicklung von Selaginella inaequalifolia. Reihenfolge nach den Buchstaben *A—D*. *A B* gilt für alle Sporangien, *C D* für Mikrosporangien, *h* vier fast reife Sporen. In *A*, *C*, *D* ist *a* und *b* die zweischichtige Sporenwand, *c* die Tapetenzellen, *d* der sporogene Zellcomplex. (*A*, *B* 500, *C*, *D* 200.)

gienähren. — Die drei Zellschichten der Sporangienwand erhalten sich bis zur Sporenreife, während die Tapetenzellen bei den Farnen bekanntlich während der Sporenbildung zerstört werden.

Die Sporangien von Isoëtes sitzen mit verengter Basis in der Fovea der Blattscheide (Fig. 241). Hier sind sie unbezweifelt Erzeugnisse der Blätter. Die äußeren Blätter der fertilen Rosette erzeugen nur Makrosporangien, die inneren nur Mikrosporangien; jene enthalten eine große Zahl von Makrosporen. Beiderlei Sporangien sind durch von der Bauch- zur Rückenseite hinübergespannte Gewebefäden (Trabeculae) un-

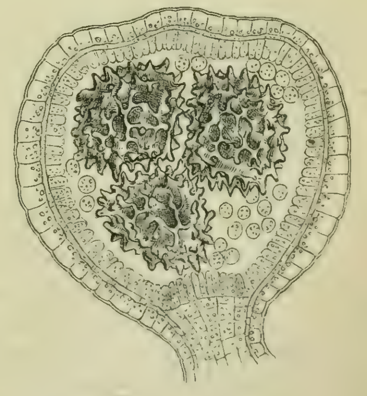


Fig. 238. Selaginella inaequalifolia, ein fast reifes Makrosporangium, die hinten liegende vierte Spore nicht mitgezeichnet (1000).

vollständig gefächert. Sie springen nicht auf, sondern die Sporen werden durch Verwesung der Wand frei.

Die Entwicklung ist auch hier bis zu einem gewissen Punkte für Makro- und Mikrosporangien übereinstimmend, allein nicht so lange, wie bei Selaginella. Die Sporangien gehen hervor aus einer Zellgruppe der Blattbasis, sind aber viel massiger als bei Selaginella. Das Archespor ist eine hypodermale Zellschicht. In den Mikrosporangien strecken sich die Archesporzellen und theilen sich durch Querwände. In diesem Zustand ist ein Unterschied zwischen sterilen (Trabeculae) und fertilen Zellreihen noch nicht zu bemerken. Bald aber verlieren einzelne Zellreihen den reichen Plasmagehalt, auch bleiben sie im Wachsthume zurück und theilen

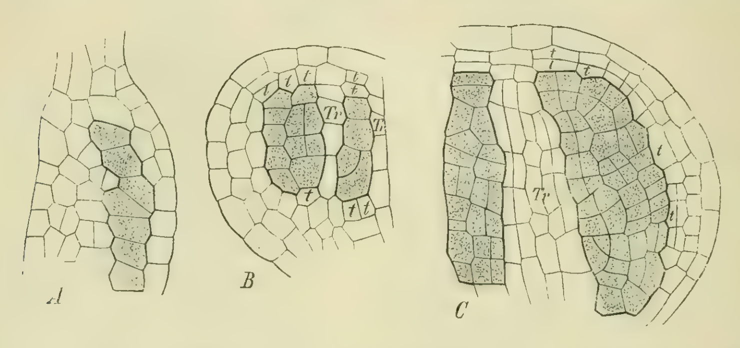


Fig. 239. Isoëtes lacustris, Entwicklung der Mikrosporangien. *A* Theil eines Längsschnittes, die Zellen des Archespors sind dunkel gehalten, links würde das Gefäßbündel des Sporophylls angrenzen. *B* und *C* Theile von Querschnitten, die aus dem Archespor hervorgegangenen sporogenen Zellcomplexe sind ebenfalls dunkel gehalten, *t* Tapetenzellen, *Tr* Trabeculae.

sich künftig wesentlich nur in langgestreckt tafelförmige Zellen. Dies sind die Trabeculae *Tr* Fig. 239, 240, 241. Die sporogenen Zellreihen aber besitzen einen reichen Plasmagehalt, es gehen aus ihnen umfangreiche Zellcomplexe hervor, die Mutterzellen der Mikrosporen. Die Trabeculae sind inzwischen ebenfalls zu größeren Gewebepartien geworden, die sich von dem sporogenen Gewebe auffällig unterscheiden durch die Plasmaarmuth ihrer Zellen und die lufthaltigen Intercellularräume zwischen denselben. Umhüllt sind die sporogenen Zellen auch hier von Tapetenzellen, die später wie bei den Farnen größtentheils aufgelöst werden. Die Mikrosporen gehen aus Viertheilung der Mutterzellen hervor.

Die Makrosporangien stimmen nur bis zur Anlage des Archespors mit den Mikrosporangien überein, auch die Trabeculae bilden sich in ähnlicher Weise. Die fertilen Archesporzellen geben durch Quertheilung gegen die Sporangienwand hin einige steril bleibende Zellen (Schichtzellen) ab; aus jeder fertilen Archesporzelle geht bei den Makrosporangien nur e i n e sporenbildende, durch den eben erwähnten Vorgang ins Gewebe des Sporangiums versenkte Zelle hervor. Die Mutterzellen der Makrosporen liegen hier also einzeln, aus jeder derselben entstehen vier Makrosporen. Die

Makrosporenmutterzelle zeichnet sich durch Größe und Plasmagehalt vor allen übrigen Zellen bedeutend aus. Sie ist anfangs polygonal, später rundet sie sich ab und beginnt nun eine destruktive Wirkung auf die benachbarten Zellen, zunächst die Tapetenzellen, auszuüben. Diese Zellen isoliren sich, runden sich ab und werden schließlich aufgelöst, so dass die Makrosporenmutterzelle zuletzt in eine Höhlung zu liegen kommt, in der sie sich nun in vier Tochterzellen, die Makrosporen, theilt. Diese Theilung geht nach Strasburger[1]) bei Isoëtes Duriaei derart vor sich, dass sich zuerst das Plasma der Makrosporenmutterzelle in zwei, dann vier Portionen theilt, erst hierauf erfolgt dann die Theilung des Kerns der Mutterzelle in vier Tochterkerne, deren jede Makrospore einen erhält.

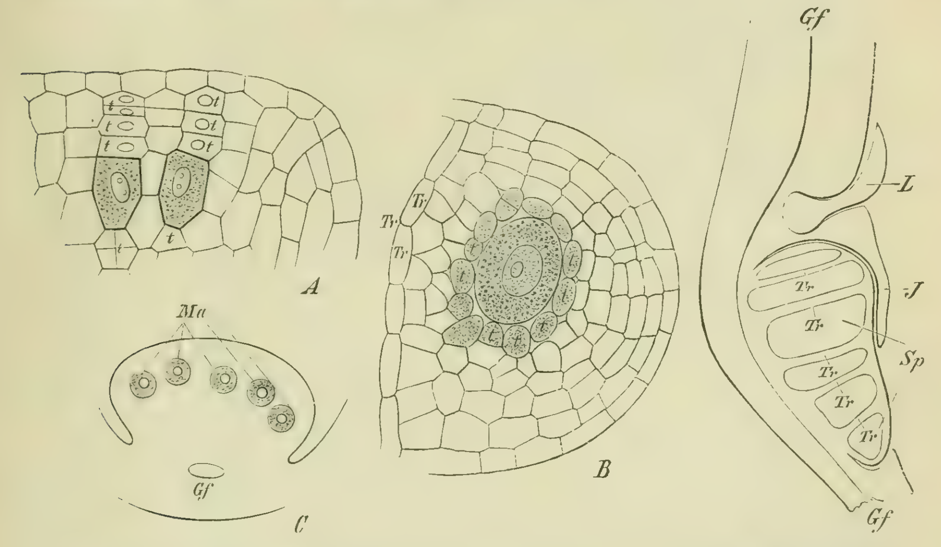


Fig. 240. Isoëtes lacustris, Makrosporangien verschiedener Entwicklung im Querschnitt. *A* junges Stadium, *B* älteres, die Makrosporenmutterzelle hat sich abgerundet. *t t* Tapetenzellen. *C* vollständiger Querschnitt durch ein Makrosporangium derselben Entwicklungsstufe in *B*. *Ma* die einzeln im Gewebe liegenden (durch die Trabeculae getrennten) Makrosporenmutterzellen. — (Bei Fig. *A* sind auch die oberhalb der Sporenmutterzellen liegenden Schichtzellen mit *t t* bezeichnet.)

Fig. 241. Längsschnitt durch den unteren sporangientragenden Theil eines Blattes von Isoëtes lacustris. *L* Lingula, *J* Indusium (velum), *Sp* das Sporangium (Mikrosporangium), *Tr* die Trabeculae, *Gf* Gefäßbündel des Sporophylls.

Die Entwicklung der Isoëtes-Makrosporen zeigt, wie später geschildert werden soll, die bedeutsamsten Homologien mit den Makrosporen (Embryosäcke) der Gymnospermen und Angiospermen.

Bei zahlreichen Exemplaren eines bestimmten Standortes (des Longemer-See's in den Vogesen) ist die Sporangienbildung ersetzt durch vegetative Sprossbildung[2]). An der Stelle des Blattes nämlich, wo sonst ein Sporangium sich findet, bildet sich hier ein Spross, der sich dann später

---

1) Zellbildung und Zelltheilung. III. Aufl. pag. 167.

2) Vgl. Goebel, Über Sprossbildung auf Isoëtesblättern. Bot. Zeit. 1879. No. 1.

von der Mutterpflanze ablöst, und zu einer neuen Isoëtespflanze heranwächst. Bei diesen Exemplaren ist also die geschlechtliche Generation (Makro- und Mikrosporen) ganz verloren gegangen, und es liegt hier wie bei den oben geschilderten Farnprothallien ein Fall von Apogamie vor. Die Apogamie kommt hier übrigens in verschiedener Abstufung vor. Während sie in einem Falle vollständig und erblich ist, findet man auch Exemplare, bei welchen einzelne Blätter Sporangien, andere Sprosse tragen. Es sind, wie es scheint, die apogamen Exemplare solche, die in bedeutender Tiefe wachsen.

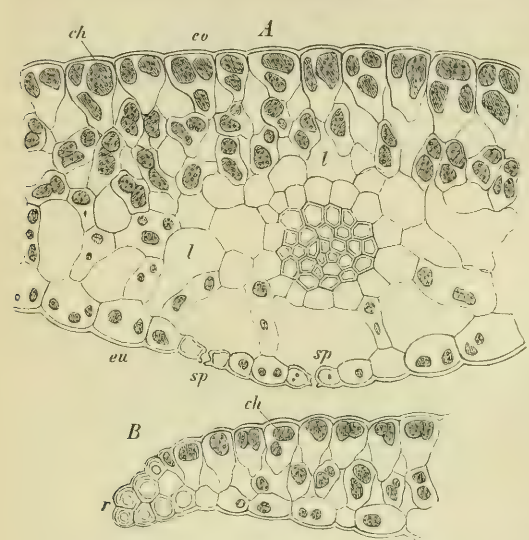


Fig. 242. Querschnitte durch das Blatt von Selaginella inaequalifolia: *A* in der Mitte, *b* am Rand, *ch* die Chlorophyllkörner, *eu* untere, *co* obere Epidermis, *l* luftführende Intercellularräume, *sp* Spaltöffnungen.

G e w e b e b i l d u n g. Bei den Selaginellen, auf welche sich die folgenden Bemerkungen zunächst beziehen, besteht die Epidermis des Stammes aus langen prosenchymatischen Zellen, zwischen denen sich keine Spaltöffnungen finden: die Epidermiszellen der Blätter haben oft zierlich geschlängelte Seitenwände, oder sie sind verschiedentlich anders geformt; gleich denen der Farne enthalten sie Chlorophyll, das hier, sowie im Grundgewebe der Blätter, in auffallend großen, aber wenigen Klumpen in den Zellen liegt (Fig. 242). Spaltöffnungen führen die Blätter gewöhnlich nur auf der Unterseite, die kleinen Blätter von S. pubescens haben sie auf beiden Seiten. Bei manchen Selaginellen (wie S. stenophylla und Martensii) kommen einzelne Epidermiszellen vor, die ihre Wände bis zum Schwinden des Lumens verdicken (Russow). Bei der Mehrzahl der Arten ist die Epidermis der Ober- von der Unterseite verschieden, bei einigen (S. Galeottii, Kraußiana) gleichartig. — Das Grundgewebe besteht im Stamm ähnlich wie bei Lycopodium aus gestreckten Zellen mit schiefen Querwänden oder von geradezu prosenchymatischer Lagerung; im Gegensatz zu den meisten Lycopodien sind diese Zellen aber weitlichtig und dünnwandig, nur die hypodermalen Schichten englichtig und mit dickeren Wänden versehen (Fig. 243). Es scheint, dass die Zellen des Grund-

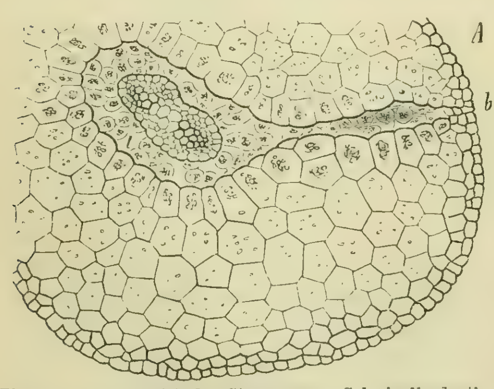


Fig. 243. Querschnitt des Stammes von Selaginella denticulata; die Verholzung des Xylems im centralen Strang noch nicht beendigt. — *b* Luftraum, der ein zum Blatt ausbiegendes Bündel umgiebt.

gewebes und damit zusammenhängend auch die der übrigen Gewebe eines lang andauernden Wachsthums in Richtung der Länge und des Umfangs fähig sind, worauf einerseits die Entfernung der Blätter an älteren Stämmen, andrerseits die beträchtliche Dicke dieser letzteren hinweist, eine Erscheinung, die hier, wie bei den Lycopodien und manchen Farnen, einer eingehenden Untersuchung werth wäre. Eine hervorragende Eigenthümlichkeit der Selaginellen liegt darin, dass das Grundgewebe (ähnlich wie im Moosstamm) keine der gewöhnlichen, kleinen Intercellularräume bildet, was wohl mit der prosenchymatischen Lagerung zusammenhängt; dieser Mangel wird aber ausgeglichen durch die Bildung eines großen Luftraums, der jedes Gefäßbündel des Stammes allseitig umgiebt und nur durch querliegende Zellfäden, die wie Strebepfeiler

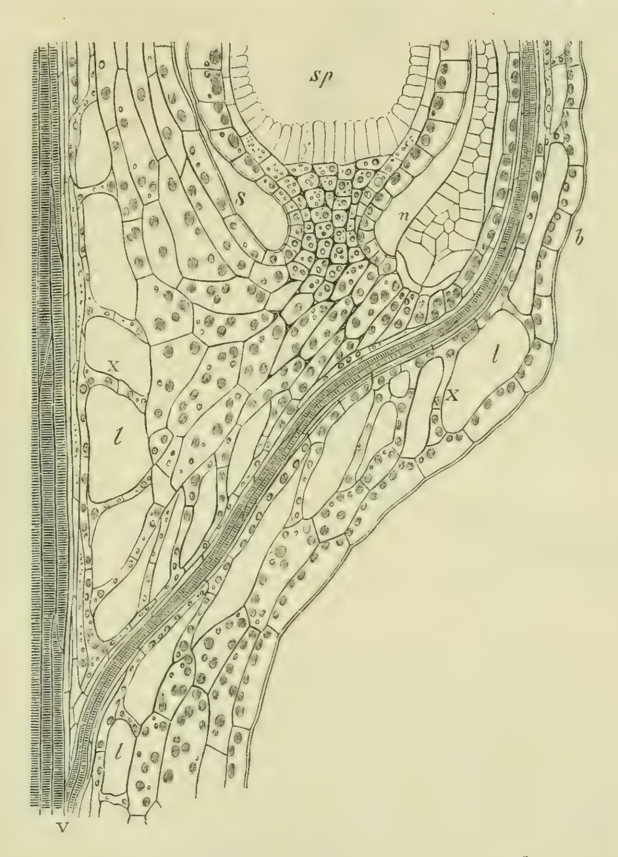


Fig. 244. Selaginella inaequalifolia: Längsschnitt durch die rechte Seite der Ährenspindel s, der Blattbasis *b*, der Ligula *n* und des Sporangiums sp. *v* Vereinigungsstelle der Stränge des Stammes und des Blattes, *l* luftführende Intercellularräume, *x* querliegende Zellreihen in diesen (120).

den Strang halten (Fig. 243, 244), unterbrochen ist; sind die Zellen dieser letzteren rundlich, so ist der Strang von einem lockeren Schwammparenchym umgeben, wie Fig. 243, welches sich auch hier gegen das feste, interstitienfreie Grundgewebe scharf abgrenzt. — Im Blatt ist das Grundgewebe ein lockeres chlorophyllhaltiges Schwammparenchym, welches bei schmächtigen Arten mit dünnen Blättern nur im Umkreis des einzigen das Blatt durchziehenden Stranges entwickelt ist, während am dünnen Blattrand die beiden Epidermen einfach auf einander liegen. (Fig. 242.)

Die Gefäßbündel, welche zu einem oder einigen den Stamm durchziehen, sind ähnlich wie bei den Lycopodien stammeigene; sie lassen sich im Anlagezustand in das Stammende bis dicht unter die Scheitelzelle und über die jüngsten Blätter hinaus verfolgen; ähnlich wie bei den Lycopodien treten auch hier die einzeln aus den Blättern kommenden Stränge erst später mit den stammeigenen in Verbindung. In ihrer Struktur gleichen die Gefäßbündel des Stammes denen der ächten Farne; sie sind meist bandförmig; ein centraler Xylemkörper, vorwiegend von leiterförmig verdickten Tracheiden gebildet, ist ganz von dünnwandigem Phloem umgeben (Fig. 243, 245); die primären Elemente des Xylems, sehr enge Spiralfaserzellen (Fig. 243), bilden sich an den Kanten, von wo aus die Ausbildung und Verholzung der weiteren Tracheiden centripetal fortschreitet (Fig. 243). Die den Xylemkörper rings umhüllende Phloemschicht ist noch selbst von 2—3 parenchymatischen Schichten umgeben, die Russow der Phloemscheide der Farne gleichsetzt und die jedenfalls als eine zum Grundgewebe gehörige Strangscheide zu betrachten ist, welche den Strang innerhalb des beschriebenen Luftraumes umhüllt. Eine mit welligen Seitenwänden versehene Grenzschicht (Endodermis) fehlt im Stamm wie in den Blättern, wo die Gefäßbündel sehr dünn und einfach gebaut sind; das von spärlichem Phloem umschlossene Xylem besteht hier aus schraubig oder netzartig verdickten Tracheiden.

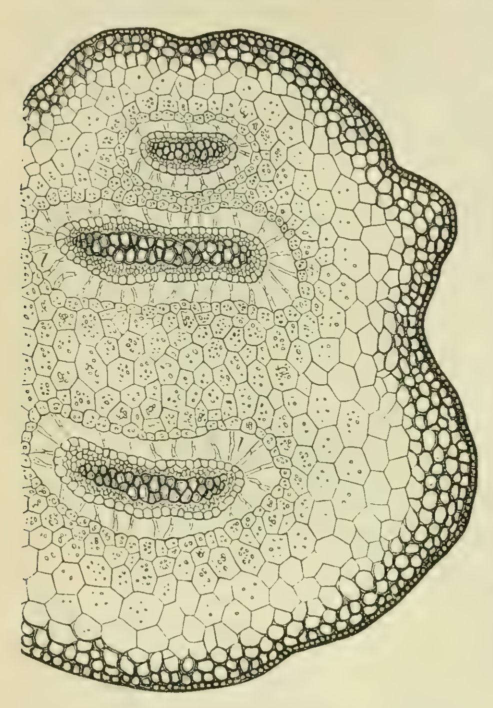


Fig. 245. Selaginella inaequalifolia, Querschnitt des Stammes (150).

Der kurze, einfache Stamm der Isoëten ist zwei- oder dreilappig, die Lappen sind von einander getrennt durch die Längsfurchen, aus welchen die Wurzeln hervortreten. Dieser knollenförmige Stamm besitzt einen axilen marklosen Strang, der sich zunächst durch Vereinigung der inneren Enden der Blattspurstränge — in jedes Blatt geht ein Strang — aufbaut. Er besteht aus einer im Querschnitt rundlich-eckigen Masse kurz spindelförmiger Netz- und Spiraltracheiden und unregelmäßig zwischen diesen vertheilten, zartwandigen Parenchymzellen. Der so gebaute Gefäßtheil wird umgeben von einem Mantel tafelförmiger Zellen, die zwar breite Tüpfel aber keine Siebporen haben, jedoch als Vertreter des Siebtheils angesehen werden können. — Der axile Strang reicht bis dicht unter die Meristemgruppe des flachen Stammscheitels und bildet sich hier in dem Maße, als neue Blätter erscheinen, weiter. Er entsteht, wie Hofmeister und Sachs erkannten, aus der sympodialen Vereinigung einerseits der Blattspurbündel, andererseits der in die Wurzel gehenden Stränge[1]. Um den

[1] Die Klasse der Lycopodinen zeigt also zwei Extreme, das eine bei Psilotum, wo bei geringer Blattbildung gar keine Blattstränge vorhanden sind, der gestreckte Stamm aber einen eigenen Gefäßstrang bildet, das andere bei Isoëtes, wo der kurze Stamm keinen Gefäßstrang erzeugt, und nur die mächtig entwickelten Blätter je einen solchen bilden.

ganzen axilen Strang mit Ausnahme des Scheitels und der Orte, wo die Blatt- und Wurzelbündel an ihn ansetzen, geht eine Cambiumschicht aus schmal-tafelförmigen Zellen, aus deren Wachsthum und Spaltung in centripetaler (gegen den axilen Strang hin) und centrifugaler (gegen die Rinde hin) Richtung eine Anzahl von Zuwachszellen hervorgehen. Der Zuwachs nach den beiden Richtungen hin ist aber ein sehr ungleicher, in centrifugaler Richtung ist er sehr ausgiebig, die Rinde nimmt an Dicke bedeutend zu und ihre äußeren Schichten bräunen sich, sterben ab, und werden jährlich durch den vom Cambium ausgehenden Zuwachs ersetzt. Die so gebildete «secundäre Rinde» besteht ausschließlich aus Parenchymzellen. Der axile Strang dagegen nimmt durch die Thätigkeit des Cambiums nur um wenige Schichten an Dicke zu, Schichten, von deren Zellen nur ausnahmsweise einzelne zu Tracheiden werden. — Die Struktur der Blätter variirt, je nachdem die Isoëten submerse Wasserpflanzen, amphibische Sumpfflanzen oder Trockenpflanzen sind; im ersten Falle sind die Blätter lang-kegelförmig, von vier durch Querwände gekammerten Lufträumen durchzogen, in der Axe ein schwaches Gefäßbündel, die Epidermis ohne Spaltöffungen; im zweiten Falle ähnlich, aber mit Spaltöffnungen und hypodermalen Fasersträngen; im dritten Falle ist die Epidermis ebenfalls mit Spaltöffnungen versehen, die Basaltheile der abgestorbenen Blätter (Phyllopodien) bilden einen festen schwarzen Stachelpanzer um den Stamm. Das Grundgewebe, welches durch keine Strangscheide gegen den einzigen das Blatt durchziehenden Strang abgegrenzt ist, entwickelt sich nach Russow unter der Epidermis in Form farbloser Sklerenchymstränge, bei I. Hystrix, und als dunkelbraunwandiges Sklerenchym, welches den scheidenförmigen Theil des Blattes vorwiegend zusammensetzt. — Das das Blatt durchziehende Gefäßbündel ist nach Russow collateral gebaut, d. h. Xylem und Phloem liegen einfach neben einander, das erstere wird von letzterem nicht umhüllt, ähnlich wie bei den Ophioglosseen und Equiseten; dem entsprechend betrachtet Russow auch die dem centralen Holzkörper des Stammes nächsten Schichten des durchsichtigen Gewebes als Phloem.

Vierte Gruppe.

Die Samenpflanzen (Spermaphyten = Phanerogamen).

Die Phanerogamen sind dadurch ausgezeichnet, dass sich der Generationswechsel bei ihnen in der Bildung des Samens versteckt, der, wenigstens der ursprünglichen Anlage nach, aus drei Theilen besteht: 1) der Samenschale, 2) dem Endosperm[1]) und 3) dem Embryo, der aus der befruchteten Eizelle entsteht. Die Samenbildung kommt dadurch zu Stande, dass die Makrospore bei ihrer Reife nicht aus dem Makrosporangium entleert wird, sondern in demselben eingeschlossen bleibt und innerhalb desselben ihr Prothallium, Archegonien und Embryo bildet. Der Same ist also nichts anderes als ein von der ungeschlechtlichen Generation sich ablösendes, eigenthümlich verändertes, die Makrospore sammt Prothallium und Embryo einschließendes Makrosporangium[2]).

Wir sahen schon bei den Gefäßkryptogamen, die aus der Spore unmittelbar entstehende sexuelle Generation, das Prothallium, den Charakter einer selbstständigen Pflanze mehr und mehr verlieren; bei den Farnen, Equiseten und Ophioglosseen vegetirt es unabhängig von der Spore, oft lange Zeit; bei den heterosporen Farnen und Lycopodinen entsteht es im Innern der Spore; das weibliche Prothallium wird bei jenen noch aus dem Raum der Mikrospore hinausgedrängt, bleibt aber mit diesem verbunden; bei den Isoëten aber erfüllt es das Innere der Makrospore als eine Gewebemasse, welche die Sporenhaut nur zersprengt, um die Archegonien den Spermatozoiden zugänglich zu machen. Bei den Cycadeen und Coniferen geht diese Rückbildung nun noch einen Schritt weiter: das Prothallium[1]), das hier als Endosperm bezeichnet wird, bleibt in der Makrospore, dem

---

[1]) Die reifen Samen vieler Dicotylen enthalten nur deshalb kein Endosperm, weil dieses schon vor der Samenreife von dem mächtig heranwachsenden Embryo aufgesogen und verdrängt wird, was bei den anderen erst nach der Samenruhe bei der Keimung (d. h. hier bei der Entfaltung des Embryos) geschieht; in selteneren Fällen ist die Endospermbildung schon der Anlage nach rudimentär.

[2]) Makro- oder Mikrosporangien, Makro- oder Mikrosporen der Samenpflanzen führen eine, jetzt vielfach veraltete, besondere Terminologie, die unten erörtert werden soll; es sind aber durchaus dieselben Gebilde wie bei den Gefäßkryptogamen.

»Embryosack«, für immer eingeschlossen; es erzeugt wie bei den Gefäßkryptogamen Archegonien (früher mit dem jetzt gänzlich überflüssigen Namen »Corpuscula«) bezeichnet. Die Vorgänge in der Makrospore (im Embryosack) der Mono- und Dicotyledonen sind weniger leicht verständlich. Es werden hier in der Makrospore (dem Embryosack) in den beiden Enden derselben je drei Zellen gebildet, von denen die einen als Eiapparat bezeichnet werden und als drei auf je eine Zelle reducirte Archegonien angesehen werden können (eine solche Reduktion findet sich unter den Gymnospermen auch bei der Gnetacee Welwitschia), während die drei andern (die »Gegenfüßlerzellen«) als rudimentäres Prothallium anzusehen sind. Nach der Befruchtung bildet sich im Embryosack auch hier ein denselben erfüllendes Gewebe, das Endosperm, an dessen Bildung sich aber die rudimentären Prothalliumzellen nicht betheiligen, seine Entstehung wird vielmehr eingeleitet durch Theilung des außer jenen sechs Zellen in der Makrospore (dem Embryosack) noch vorhandenen Embryosackkernes. Das Endosperm der Angiospermen dürfen wir also nicht ohne Weiteres als dem der Gymnospermen gleichwerthig betrachten: letzteres ist, wie erwähnt, nichts anderes als das Prothalliumgewebe in der Makrospore, während das Endosperm der Angiospermen, mit den Gefäßkryptogamen verglichen, wahrscheinlich als eine Neubildung zu betrachten ist.

Das Makrosporangium der Samenpflanzen wird als S a m e n k n o s p e[1]) bezeichnet. In demselben bildet sich das Archespor etc. ganz in derselben Weise aus, wie wir es oben z. B. für Isoëtes geschildert haben. Nur ist das sporogene Gewebe gewöhnlich stark reducirt, auf wenige Zellen beschränkt, bei den Cycadeen und einigen Coniferen aber zu einem ziemlich umfangreichen Complex entwickelt, auch entsteht die Makrospore nicht durch Viertheilung einer Sporenmutterzelle, sondern von dem wenigzelligen Complex, in welchen das Archespor sich getheilt hat, wächst eine Zelle die andern verdrängend heran und wird zur Makrospore. Außerdem unterscheidet sich das Makrosporangium der Samenpflanzen dadurch von dem der Gefäßkryptogamen, dass es gewöhnlich umhüllt ist von einer oder zwei über seinen Scheitel hervorragenden Hüllen, den Integumenten, aus denen dann später hauptsächlich die Samenschalen hervorgehen. Von den Hüllen (Indusien) der Makrosporangien der Gefäßkryptogamen unterscheiden sich diese Hüllen, die Integumente, dadurch, dass sie aus dem unteren Theil der

---

[1]) Diese Bezeichnung hat, nachdem der Streit über die »morphologische Werthigkeit« erledigt ist, durchaus nichts Anstößiges mehr. An eine Knospe braucht man dabei so wenig zu denken als man dies z. B. bei einer Brutknospe einer Marchantia thut. Die Samenknospe führt auch theilweise den Namen Ovulum oder Eichen, eine Bezeichnung, die, weil sie eine direkt unrichtige Benennung involvirt, ganz aufgegeben werden sollte. Am besten wäre es freilich, die alten Termini bei den Phanerogamen ganz fallen zu lassen, was bei den Gymnospermen wenigstens sich auch ohne Schwierigkeiten durchführen lässt.

Makrosporangienanlage selbst entspringen, also nicht wie bei den Farnen und Isoëten Theile resp. Wucherungen des die Sporangien tragenden Blattes sind. Nur an den Mikrosporangien gewisser Coniferen kommen indusienartige Gebilde vor (Cupressineen). Der von den Integumenten umschlossene Theil des Makrosporangiums heißt Knospenkern oder Nucellus.

Die Mikrosporen der Samenpflanzen führen den Namen Pollenkörner. Wie die Mikrosporen der Gefäßkryptogamen bilden auch sie ein rudimentäres, bei den Angiospermen gewöhnlich nur durch eine, nicht einmal durch eine feste Cellulosemembran abgetrennte, Zelle repräsentirtes männliches Prothallium.

Wie alle Mikrosporen enthalten auch die Pollenkörner das männliche, befruchtende Princip, welches, in die Eizelle übertretend, diese zur Bildung des Embryos veranlasst, in der Art aber, wie die Übertragung des Befruchtungsstoffes vermittelt wird, macht sich eine große Verschiedenheit geltend; bei den Gefäßkryptogamen wird der befruchtende Stoff in Form von Spermatozoiden beweglich gemacht und so befähigt, unter Vermittelung des Wassers durch den offenen Archegoniumhals in die Eizelle einzudringen; bei den Phanerogamen, wo die Eizelle im Embryosack und Knospenkern eingeschlossen, wo sie bei den Angiospermen noch von dem Fruchtgehäuse umgeben ist, würde eine derartige Übertragung des befruchtenden Elements nicht mehr zum Ziele führen; die Pollenkörner selbst werden hier durch fremde Kräfte, durch Wind, mechanische Vorrichtungen in den Blüthen, am häufigsten durch Insekten, auf die weiblichen Organe übertragen, wo sie, wie Sporen keimend, den Pollenschlauch austreiben, der, durch die Gewebemassen des weiblichen Organs sich Bahn brechend, endlich bis zum Embryosack hinwächst und den Befruchtungsstoff in die Eizelle übergehen lässt. Wie dieser Übergang durch die geschlossen bleibende Membran des Pollenschlauches hindurch erfolgt, ist unbekannt, die Befruchtungserscheinungen innerhalb der Eizelle selbst aber stimmen, soweit sie bis jetzt bekannt sind, mit den analogen Vorgängen bei den Gefäßkryptogamen überein.

Auch die Mikrosporangien der Samenpflanzen haben eine eigene Benennung: sie heißen Pollensäcke. Ihre Struktur und Entstehung, sowie die Bildung der Mikrosporen (Pollen) durch Viertheilung der Sporen- (Pollen-) mutterzellen stimmt bis in die kleinsten Einzelnheiten mit den für die Sporangien der Gefäßkryptogamen oben beschriebenen Verhältnissen überein. Dagegen ist das die Mikrosporangien tragende Sporophyll oder Axenorgan (es wird als Anthere, Staubblatt, Staubgefäß bezeichnet) häufig von eigenartiger Ausbildung; die Sporophylle der Cycadeen und Coniferen stimmen aber in Form und Stellung ohne Weiteres mit denen mancher Gefäßkryptogamen überein, es sind mehr oder weniger modificirte Laubblätter, welche die Mikrosporangien (Pollensäcke) gewöhnlich auf ihrer Unterseite tragen.

Als Hauptresultat dieser Betrachtungen ergiebt sich nun, dass die phanerogame Pflanze mit ihren Pollenkörnern und Embryosäcken der sporenerzeugenden Generation der heterosporen Gefäßkryptogamen aequivalent ist. Wie nun aber bei den Gefäßkryptogamen die geschlechtliche Differenzirung zuerst (bei Farnen und Equiseten) an dem Prothallium allein, dann (bei heterosporen Filicineen und Lycopodinen) an den Sporen selbst schon auftritt, so geht es bei den Phanerogamen noch einen Schritt weiter, die geschlechtliche Differenz wird hier noch weiter zurückverlegt, indem sie sich nicht nur in der Bildung von Makrospore (Embryosack) und Mikrospore (Pollen), sondern auch in der Verschiedenheit von Makrosporangium (Samenknospe) und Mikrosporangium (Pollensack) und noch weiter zurückgreifend in der Verschiedenheit männlicher und weiblicher Blüthen oder gar diöcischer Pflanzen ausspricht.

Die befruchtete Eizelle der Samenpflanzen wächst meist nicht direkt zum Embryo aus: sie erzeugt zunächst, gegen den Grund des Embryosackes hinwachsend und sich theilend, einen Vorkeim[1]), den Embryoträger, dem wir bereits bei den Selaginellen begegneten und an dessen Scheitel eine zunächst meist rundliche Gewebemasse entsteht, aus der sich der Embryo entwickelt. Dieser bildet sich gewöhnlich schon vor der Samenreife so weit aus, dass die ersten Blätter, die primäre Axe und die erste Wurzel deutlich zu unterscheiden sind; nur bei den chlorophyllfreien Parasiten und Humusbewohnern bleibt der Embryo meist bis zur Samenaussaat rudimentär, ohne erkennbare äußere Gliederung, während bei den chlorophyllhaltigen Phanerogamen nicht selten der Embryo eine sehr beträchtliche Größe und weitgehende äußere Gliederung gewinnt (Pinus, Zea, Aesculus, Quercus, Fagus, Phaseolus u. s. w.). Abgesehen von Krümmungen, die der Embryo nicht selten macht, liegt seine primäre Stammspitze der Anlage nach immer dem Grunde des Embryosackes (der Basis des »Nucellus«) zugewendet; die erste Wurzel (Hauptwurzel) fällt in die rückwärtsgehende Verlängerung des primären Stammes, sie ist dem Scheitel (Mikropylen-Ende) des Embryosackes zugewendet und von entschieden endogener Entstehung, insofern ihre erste Anlage am Hinterende des Embryos wenigstens von den nächsten Zellen des Vorkeims bedeckt ist.

Die Scheitelzelle des Vegetationspunktes, welche bei vielen Algen, den Characeen, Muscineen, Farnen, Equiseten als Urmutterzelle des Gewebes leicht zu erkennen ist, wird, wie wir gesehen haben, schon bei den Lycopodiaceen durch ein kleinzelliges Urmeristem ersetzt; der Scheitel der Sprossaxen, Blätter und Wurzeln der Samenpflanzen zeigt (vorübergehende

[1]) Die Bezeichnung »Vorkeim« für den Embryoträger resp. den noch nicht in Embryoträger und Embryo gegliederten Embryo scheint mir entbehrlich, zumal sie zu Verwechslungen mit der auch als »Vorkeim« bezeichneten Protonema- und Prothallium-Bildung Anlass geben könnte.

Stadien einiger Coniferenembryonen ausgenommen) ebenfalls keine Scheitelzelle, sondern besteht aus sehr zahlreichen, meist sehr kleinen plasmareichen und mit großen Zellkernen versehenen Zellen, die eine »geschichtete« Anordnung zeigen, wie sie übrigens auch den mit Scheitelzellen versehenen Vegetationspunkten der Gefäßkryptogamen zukommt. Nur gehen bei den letzteren die periklinen Zellwände (d. h. die mit dem Umfang gleich verlaufenden) nicht bis in den Scheitel hinauf, es bleibt dort eine Lücke im Zellsystem, eine Lücke, die von der Scheitelzelle eingenommen wird. Besonders deutlich ist meist die durch die periklinen Wände veranlasste Schichtung. Eine äußere einfache Schicht (das Dermatogen) giebt sich bei den Angiospermen als unmittelbare Fortsetzung der Epidermis älterer Theile zu erkennen und überzieht continuirlich auch den Scheitel des Vegetationspunktes; unter ihr liegt eine zweite, meist aus einigen Zellenlagen bestehende Gewebeschicht, die den Scheitel unterwölbt und rückwärts in die Rinde übergeht (das Periblem); sie umhüllt eine dritte innere Gewebemasse (das Plerom), welche unter dem Scheitel als einzelne Zelle (Hippuris u. a.) oder als Zellgruppe endigt, und aus welcher entweder ein axiler Gefäßbündelkörper (Wurzeln und Stämme von Wasserpflanzen) oder die absteigenden Schenkel der Gefäßbündel hervorgehen. Die Wurzelhaube geht dem entsprechend auch nicht, wie bei den Kryptogamen, aus Querabschnitten einer Scheitelzelle hervor; sie entsteht vielmehr bei den Gymnospermen durch eine scheitelwärts geförderte Spaltung und Wucherung der Periblemschichten des Wurzelkörpers, bei den Angiospermen theils durch eine solche des Dermatogens, theils auf andere Art, worauf hier nicht näher eingegangen werden kann[1]. Auch die erste Anlage seitlicher Gebilde, der Blätter, Sprosse und Wurzeln, lässt sich bei den Phanerogamen nicht auf eine einzelne Zelle in dem Sinne, wie bei den Kryptogamen, zurückführen; sie werden zuerst als Protuberanzen bemerklich, die aus mehreren oder vielen und kleinen Zellen bestehen; die Protuberanz, welche einen Spross oder ein Blatt bilden soll, zeigt schon bei ihrer ersten Vorwölbung eine innere Gewebemasse, welche mit dem Periblem des erzeugenden Vegetationskegels zusammenhängt und von einer Fortsetzung der jungen Epidermis überzogen ist.

Die normale Verzweigung am fortwachsenden Ende der Sprosse, Blätter und Wurzeln ist mit wenigen Ausnahmen monopodial; das erzeugende Axengebilde wächst als solches fort und erzeugt die seitlichen Glieder (Sprosse, seitliche Blattauszweigungen, Seitenwurzeln) unterhalb seines Scheitels; aus dichotomischer Verzweigung gehen jedoch manche Inflorescenzen hervor (Valeriana).

Die monopodiale Verzweigung der Sprossaxen ist bei radiären Organen

---

[1] Vgl. z. B. die Darstellung der betreffenden Verhältnisse bei DE BARY, vgl. Anatamie, pag. 9—14.

gewöhnlich axillär, d. h. die neuen Sprossanlagen erscheinen oberhalb der Mediane sehr junger (keineswegs immer der jüngsten) Blätter in dem Winkel, den diese mit der Sprossaxe bilden. Bei den Gymnospermen bringt gewöhnlich nicht jede Blattaxel einen Spross. zuweilen ist hier (Cycadeen) die Auszweigung des Stammes, wie bei vielen Filicineen. überhaupt auf ein Minimum beschränkt: bei den Angiospermen dagegen ist es Regel, dass jede Axel eines vegetativen (nicht zur Blüthe gehörigen) Blattes einen Seitenspross (zuweilen auch mehrere neben und über einander) producirt: häufig bleiben aber die einmal angelegten Axelknospen unthätig, oder sie entwickeln sich erst in späteren Vegetationsperioden. — Abgesehen von den oben genannten Fällen wahrscheinlicher Dichotomie sind nur bei den Angiospermen Fälle wirklicher oder scheinbarer extraaxillärer Verzweigung bekannt, die bei der Charakteristik dieser Abtheilung noch erwähnt werden.

Die Samenpflanzen (Phanerogamen) zeichnen sich vor den Gefäßkryptogamen durch eine außerordentlich vielseitige und weitgehende Metamorphose morphologisch gleichnamiger Glieder aus, was mit der fast unendlichen Mannigfaltigkeit der Lebensweise und der strenger durchgeführten Theilung der physiologischen Arbeit dieser Pflanzen zusammenhängt; und ähnlich verhält es sich mit der Differenzirung der Gewebe, die bei den Phanerogamen selbst die der Farne weit übertrifft. Auch in diesen Beziehungen nehmen die Gymnospermen eine mittlere Stufe zwischen den Gefäßkryptogamen und den übrigen Phanerogamen ein.

Das eben Mitgetheilte soll einerseits die Unterschiede zwischen den Gefäßkryptogamen und andererseits das Übereinstimmende, die Verwandtschaft beider in ihren Hauptumrissen hervorheben. — Um aber das Verständniss der unten folgenden Charakteristik der einzelnen Klassen der Phanerogamen zu erleichtern, müssen wir vorläufig noch einige Eigenheiten derselben, die oben nur kurz berührt wurden, ins Auge fassen und die zum Theil veraltete, den neueren Anschauungen oft nicht mehr entsprechende Nomenclatur festzustellen suchen.

1) Die Blüthe im weitesten Sinne des Wortes wird gebildet von den Geschlechtsorganen (d. h. den Sporophyllen) und dem sie tragenden Axengebilde; sind die unmittelbar unter den Geschlechtsorganen an derselben Axe stehenden Blätter durch ihre Stellung, Form, Färbung, Struktur von den übrigen Blättern der Pflanze verschieden, und zeigen sie physiologische Beziehungen zur Befruchtung und ihren Folgen, so werden sie mit zur Blüthe gerechnet und im Allgemeinen Blüthenhülle (Blume, Perianthium) genannt. — Von dem Blüthenstand (der Inflorescenz) unterscheidet sich die einzelne Blüthe dadurch, dass sie nur e i n e Axe mit ihren Geschlechtsorganen und deren Hüllen umfasst, während die Inflorescenz ein Axensystem mit mit mehreren Blüthen ist[1]. — Die Gesammtheit der männlichen Geschlechtsorgane einer Blüthe wird (nach Röper) als Androeceum, die der weiblichen als Gynaeceum bezeichnet. Enthält eine Blüthe beiderlei Geschlechtsorgane, so heißt sie zwitterig (hermaphroditisch), enthalten die Blüthen einer Pflanze nur männliche oder nur weibliche Organe, sind sie also eingeschlechtig, so werden sie diklinisch genannt; sind die diklinischen Blüthen auf einem Exemplar der

1) Hier wie bei allen derartigen Definitionen kann man bei einzelnen Fällen zweifelhaft sein, ob man eine Blüthe oder eine Inflorescenz vor sich hat; die Euphorbieen z. B. haben in dieser Beziehung zu Controversen Anlass gegeben.

Pflanze zu finden, so ist diese monöcisch, slnd sie auf verschiedene Exemplare vertheilt, so ist diese Pflanzenspecies diöcisch. — Gewöhnlich hört das Scheitelwachsthum der Blüthenaxe auf, sobald die Anlage der Geschlechtsorgane bemerklich wird, nicht selten schon vorher; der Scheitel der Blüthenaxe ist dann im Centrum der Blüthe verborgen, oft tief eingesenkt; in abnormen Fällen aber (und normal bei Cycas) beginnt das Scheitelwachsthum der Blüthenaxe von Neuem, sie producirt abermals Blätter, zuweilen selbst eine neue Blüthe; so entsteht eine durchwachsene Blüthe. — Die Geschlechtsorgane und Hüllblätter der Blüthe sind gewöhnlich dicht zusammengedrängt (rosettenartig, schraubig oder quirlig geordnet), der sie tragende Theil der Blüthenaxe bleibt sehr kurz, Internodien sind an ihm gewöhnlich nicht zu unterscheiden, und nicht selten verbreitert er sich kolbig oder tellerartig, oder er höhlt sich aus; dieser Theil der Blüthenaxe wird Blüthenboden oder Torus genannt; bei den Coniferen und Cycadeen (zuweilen auch bei Angiospermen) ist er jedoch nicht selten so verlängert, dass die Geschlechtsorgane längs einer Spindel »kätzchenartig« locker angeordnet erscheinen. Unterhalb des Blüthenbodens ist die Axe häufig verlängert und dünner, entweder ganz nackt oder mit 1 bis 2 kleinen Blättchen (Vorblättern, Brakteolen) besetzt; dieser Theil der Blüthenaxe ist der Blüthenstiel (Pedunculus); ist er sehr kurz, so heißt die Blüthe sitzend. — Aus den Axeln der Blüthenblattgebilde entstehen gewöhnlich keine Sprosse, auch wenn sonst die Pflanze in allen Blattaxeln solche erzeugt; doch kommt es in abnormen Fällen (die bei Blüthen überhaupt nicht selten sind) vor, dass auch innerhalb der Blüthe axilläre Verzweigung eintritt.

Die männlichen Geschlechtszellen (Mikrosporen oder Pollenkörner) entstehen in Mikrosporangien, die im Allgemeinen als Pollensäcke bezeichnet werden können; sie sind anfangs solide Gewebekörper, in welchen sich, wie bei andern Sporangien, ein hypodermales (d. h. unter der Epidermis liegendes) Archespor differenzirt, während die umgebenden Gewebeschichten sich zur Wandung des Pollensackes ausbilden. Es wurde schon erwähnt, dass die Mutterzellen des Pollens sich isoliren, ihren Gewebeverband aufgeben (was freilich zuweilen Ausnahmen erleidet) und dann die Pollenzellen durch Viertheilung erzeugen; Specielleres über diese Vorgänge ist in der Charakteristik der einzelnen Klassen zu finden; hier aber ist noch über die morphologische Natur der Pollensäcke Einiges vorauszuschicken. Wie die Sporangien der meisten Gefäßkryptogamen sind auch die Pollensäcke der Phanerogamen gewöhnlich Erzeugnisse von Blättern (Sporophyllen), die hier aber meist eine auffallende Metamorphose erleiden, gewöhnlich auch viel kleiner bleiben als die anderen Blätter; ein Blatt, welches Pollensäcke trägt, mag als Staubblatt (Androphyllon) bezeichnet werden; durch neuere Untersuchungen sind auch Fälle bekannt geworden, wo die Pollensäcke an der verlängerten Blüthenaxe selbst entstehen, so nach Magnus bei Najas, nach Kaufmann bei Casuarina, nach Rohrbach bei Typha. — Bei den Cycadeen sind die Pollensäcke einzeln oder in Gruppen (Soris) auf der Unterseite der verhältnissmäßig großen Staubblätter oft in sehr großer Zahl zu finden, ähnlich wie die Sporangien auf den Farnblättern; bei den Coniferen verlieren die Staubblätter schon mehr das Aussehen gewöhnlicher Blätter, sie bleiben klein und bilden auf der Unterseite der meist noch deutlichen Lamina mehrere oder nur zwei verhältnissmäßig große Pollensäcke. Bei den Angiospermen ist das Staubblatt gewöhnlich zu einem zarten, stielartig dünnen (oft sehr langen) Träger reducirt, der als Filament bezeichnet wird, und an seinem oberen Ende oder beiderseits unterhalb desselben zwei Paar Pollensäcke trägt, die unter dem Namen: Anthere (Staubbeutel) als ein Ganzes zusammengefasst werden; die Anthere besteht daher gewöhnlich aus zwei Längs-Hälften, die durch einen Theil des Trägers (Filaments) zugleich verbunden und getrennt sind, welcher Theil als Connektiv bezeichnet wird. Die beiden Pollensäcke einer Antherenhälfte sind der Länge nach mit einander verwachsen und nicht selten auch beide Antherenhälften zu einem Ganzen verschmolzen. Die einzelnen Pollensäcke erscheinen dann als Fächer der An-

there, und diese selbst wird in diesem Fall vierfächerig genannt, im Gegensatz zu solchen (selten vorkommenden) Antheren, bei denen jede Hälfte selbst nur aus einem Pollensack besteht, die also zweifächerig sind.

Der Embryosack (die Makrospore) entsteht auf die oben angedeutete Weise im Kerngewebe des Makrosporangiums, das als »Nucellus« bezeichnet wird. Dieser ist ein kleinzelliger Gewebekörper von meist eirunder Gestalt und mit seltenen Ausnahmen noch von einer oder zwei Hüllen umgeben, deren jede aus einigen Gewebeschichten besteht; diese Hüllen (die Integumente) umwachsen den jungen Nucellus (Knospenkern) von seiner Basis her und bilden am Scheitel desselben (der sog. Kernwarze) sich zusammenneigend und ihn oft hoch überragend einen kanalartigen Zugang, die Mikropyle, durch welche der Pollenschlauch eindringt, um zur Kernwarze und endlich zum Scheitel des Embryosackes zu gelangen. Sehr häufig sitzt der von seinen Integumenten umgebene Knospenkern auf einem stielartigen Träger, dem Nabelstrang (Funiculus), zuweilen aber fehlt dieser, und die Samenknospe ist dann sitzend. — Der Stiel der Samenknospe ist mit seltenen Ausnahmen (Orchideen) von einem axilen Gefäßbündel durchzogen, das gewöhnlich an der Basis des Nucellus aufhört, wie dies z. B. auch bei den Sporangien von Botrychium der Fall ist. — Die äußeren Formen der zur Befruchtung bereiten Samenknospe sind sehr verschieden; abgesehen von mancherlei Auswüchsen am Funiculus und den Integumenten, sind besonders die Richtungsverhältnisse des Nucellus (sammt den Hüllen) zum Nabelstrang wichtig. Die Samenknospe ist grade (atrop), wenn der Kern (Nucellus) als grade Verlängerung des Stiels sich darstellt, der Scheitel des Nucellus als Scheitel der ganzen Samenknospe erscheint; viel häufiger ist sie anatrop, d. h. der Scheitel des Knospenkerns, also auch die ihn überragende Mikropyle, ist der Basis des Nabelstrangs zugewendet, dieser läuft der Länge nach neben jenem hinauf, die Samenknospe erscheint an der Basis des Nucellus scharf umgebogen, und die Integumente (oder wenigstens das äußere) sind mit dem aufsteigenden Funiculus verwachsen, und soweit dies der Fall ist, wird der letztere als Raphe bezeichnet; der Nucellus selbst ist hier gerade; viel seltener ist die campylotrope Samenknospe, wo der Nucellus selbst (sammt seinen Hüllen) gekrümmt, mit seinem Scheiteltheil (also auch der Mikropyle) zu seiner Basis hingeneigt ist; eine seitliche Verwachsung mit dem Funiculus findet dabei nicht statt. Das sind indessen nur die auffallendsten Formen, die durch Übergänge verbunden sind. — Der Ort, aus welchem die Samenknospen entspringen, heißt Placenta, die ihrerseits der Blüthenaxe oder gewöhnlicher den Fruchtblättern selbst angehört. Die Placenten zeigen oft keine besonderen Wachsthumserscheinungen, häufig aber springen sie als Wülste vor und können so das Ansehen besonderer Organe, die sich endlich von der Umgebung ablösen, annehmen. — Während nach der Befruchtung im Embryosack das Endosperm und der Embryo sich ausbilden, pflegt jener noch bedeutend an Umfang zuzunehmen und die umliegenden Gewebeschichten des Nucellus (zuweilen selbst des inneren Intugements) zu verdrängen; das nicht verdrängte Gewebe der Integumente, oder meist nur bestimmte Schichten desselben, bilden sich dabei zur Samenschale aus. Bleibt ein Theil von dem Gewebe des Nucellus, mit Nährstoffen erfüllt, bis zur Samenreife erhalten, so wird er als Perisperm unterschieden; die Nährstoffe desselben, obgleich außerhalb des Embryosackes liegend, werden bei der Entfaltung des Embryo von diesem aufgesogen, das Perisperm kann also in physiologischer Hinsicht als Vertreter des Endosperms fungiren. Perispermhaltig sind z. B. die Samen der Cannaceen und Piperaceen. Zuweilen wird die Samenknospe während ihrer Ausbildung zum Samen noch von einer neuen Hülle von unten her umwachsen, die ihrerseits die derbe Samenschale gewöhnlich als weicher Mantel umgiebt und Mantel oder Arillus genannt wird (ein solcher ist die rothe Pulpa, welche den hartschaligen Samen von Taxus baccata umgiebt; dieselbe Bedeutung hat die sogen. Macis der Muscatnuss, des Samens von Myristica fragrans).

In den Stellungsverhältnissen der Samenknospen, d. h. bezüglich des Ortes, aus dem sie entspringen, findet eine ähnliche Mannigfaltigkeit statt, wie bei den Sporangien der Gefäßkryptogamen. Wie diese bald (wie in den meisten Fällen, z. B. bei den Farnen) aus der Fläche oder dem Rande des Sporophylls entspringen, oder in der Axel desselben, oder aus einem Stengelorgan, so ist auch bei den Samenpflanzen der Ursprungsort der Samenknospen ein verschiedener. Nur selten erscheint die gerade Samenknospe als Verlängerung, als Schlussgebilde der Blüthenaxe selbst, so dass der Nucellus gerade den Vegetationskegel der letzteren darstellt, wie bei Taxus, Polygoneen; häufiger ist es schon, dass die Samenknospe seitlich unter dem Scheitel der Blüthenaxe hervorwächst, wie bei den Primulaceen und Compositen. Der häufigste Fall aber ist der, dass die Samenknospen aus unzweifelhaften Blättern (Sporophyllen), den Carpellen (Fruchtblättern), entspringen und zwar gewöhnlich aus dem Rande derselben, wie Fiederblättchen aus dem Blatt (so z. B. sehr deutlich bei Cycas), seltener aus ihrer Ober- (Innen-) Seite (wie bei Butomus, Akebia, Nymphaea u. a.). — Nicht selten steht die Samenknospe auch in der Axel des Fruchtblattes (Sporophylls), Cupressineen, Ranunculaceen. Man hat gestützt auf diese Stellungsverhältnisse theils von einem verschiedenen morphologischen Werth (Caulom, Phyllom, Emergenz etc.) der Samenknospen gesprochen, theils in gezwungenster Weise zu zeigen gesucht, dass dieselben überall Theile von Blättern seien. Diese ganze Erörterung geht von der unrichtigen Voraussetzung aus, dass die Sporangien (Samenknospen) auf v e g e t a t i v e Organe zurückzuführen resp. aus der Umwandlung derselben hervorgegangen seien. Dies ist jedoch eine ganz unzutreffende Voraussetzung; Sporangien sind Organe für sich so gut wie Stengelorgane, Blattorgane u. a. und wir haben einen klaren, keiner weiteren Deutung bedürftigen Einblick in die morphologische Natur der Samenknospen, wenn wir wissen, dass dieselben nichts anderes sind, als etwas modificirte Makrosporangien. Diese durch Hofmeister's Untersuchungen angebahnte und durch alle neueren Forschungen (besonders die Strasburger's und Warming's) bestätigte Erkenntniss ist durch die Betrachtung der Missbildungen, denen Samenknospen häufig unterworfen sind, nicht gefördert, sondern gehemmt und verdunkelt worden, während die eben erwähnten Beziehungen durch die Entwicklungsgeschichte ermittelt wurden.

D i e F r u c h t b l ä t t e r (C a r p e l l e) sind die in der nächsten genetischen und funktionellen Beziehung zu den Samenknospen stehenden Blattgebilde der Blüthe; sie sind entweder die Erzeuger und Träger der Samenknospen oder auch dazu bestimmt, diese mit einem Gehäuse, dem Fruchtknoten (Ovarium), zu umgeben und den Empfängnissapparat für den Pollen (die Narbe, Stigma) zu bilden. Diese ganz verschiedene morphologische Bedeutung der Fruchtblätter tritt besonders lebhaft hervor, wenn man die Gattungen Cycas und Juniperus vergleicht; dort sind die Fruchtblätter gewöhnlichen Blättern dieser Pflanzen ähnlich, an ihren Rändern entstehen die Samenknospen, die hier ganz frei zu Tage liegen bleiben, bei Juniperus entspringen diese in den Axeln der Fruchtblätter, diese letzteren schwellen nach der Befruchtung an, und hüllen die Samen in eine pulpöse Masse, das beerenartige Fruchtgehäuse dieser Pflanze, ein. Bei den Primulaceen entspringen die Samenknospen aus der verlängerten Blüthenaxe selbst, sie werden aber schon bei ihrer Entstehung von einem Gehäuse (dem Fruchtknoten) umhüllt, das aus den Carpellen besteht und oben stielartig verlängert die Narbe trägt; bei den meisten anderen Dicotylen und Monocotylen aber sitzen die Samenknospen an den nach innen geschlagenen Rändern der zu einem Fruchtgehäuse verwachsenen Carpelle, die hier also zugleich Erzeuger und Behälter der Samenknospen sind. Bei diesen sehr erheblichen morphologischen Verschiedenheiten stimmen die Fruchtblätter physiologisch darin überein, dass sie durch die Befruchtung und während der Entwicklung der Samen zu weiterer Ausbildung angeregt werden und an den Schicksalen des Samens einen gewissen Antheil nehmen.

2) **Bestäubung und Befruchtung.** Bei dem Zusammenwirken des Pollens und der im Embryosack vorgebildeten Eizelle der Phanerogamen sind zwei Momente von hervorragender Bedeutung und von einander wohl zu unterscheiden: die Bestäubung und die Befruchtung. Unter Bestäubung versteht man die Übertragung des Pollens aus den Antheren auf die Narbe der Angiospermen oder auf den Nucellus (Knospenkern) der Gymnospermen; dort wird der Pollen durch klebrige Stoffe, oft auch durch Haare festgehalten und zum Austreiben des Pollenschlauchs veranlasst, der bei den Gymnospermen sogleich das Gewebe des Knospenkerns durchdringt, bei den Angiospermen aber durch das Narbengewebe und den oft sehr langen Griffel hinabwächst, um zu den Samenknospen zu gelangen; hier dringt er in die Mikropyle ein und bis zum Embryosack vor; erst wenn er diesen berührt (bei den Gymnospermen aber noch tiefer eingedrungen ist) erfolgt die Befruchtung der Eizelle. Zwischen Bestäubung und Befruchtung vergeht oft längere Zeit, zuweilen Monate, häufig indessen nur Tage oder Stunden.

Die Bestäubung wird nur selten einfach durch den Wind vermittelt, in diesem Falle werden große Massen von Pollen erzeugt, um das Resultat zu sichern, so bei vielen Coniferen; in seltenen Fällen wird der Pollen durch das Aufplatzen der Antheren auf die Narben geschleudert (manche Urticaceen); gewöhnlich aber werden die Insekten dazu benutzt, die Bestäubung zu vermitteln. Zu diesem Zweck sind besondere, oft höchst verwickelte Einrichtungen getroffen, um die Insekten anzulocken und sie zum Besuch der Blüthen einzuladen; zugleich wird dabei noch der Zweck verfolgt, den Pollen einer Blüthe womöglich immer auf die Narben einer anderen Blüthe (auch bei Hermaphroditen) zu übertragen. Mit Rücksicht auf diese Zwecke nehmen nun die Blüthentheile bestimmte Formen und Stellungen an, die wir nicht näher verfolgen wollen; es sei nur erwähnt, dass die Insekten vorzugsweise durch den in den Blüthen abgesonderten Nektar zum Besuch derselben eingeladen werden; dieser gewöhnlich süße Saft wird meist tief unten zwischen den Blattgebilden der Blüthe erzeugt, und die Form der Blüthentheile ist im Allgemeinen so berechnet, dass das Insekt, indem es den Nektar aufsucht, ganz bestimmte Körperstellungen einnehmen muss, wobei es einmal den Pollen aus den Antheren abstreift, ein andermal ihn an den Narben einer anderen Blüthe wieder hängen lässt. Auf diesen Verhältnissen beruht vorzugsweise die Mannigfaltigkeit der Blüthenformen, bei verhältnismäßig einfachem Bildungsplane, der ihnen allen zu Grunde liegt. — Die Organe, welche den Nektar absondern, die **Nektarien**, haben demnach für die Existenz der meisten Phanerogamen eine außerordentliche Wichtigkeit; nichtsdestoweniger sind sie meist sehr unscheinbar und, was für das Verhältniss der Morphologie und Physiologie sehr bezeichnend ist, die Nektarien sind trotz ihrer enormen physiologischen Bedeutung an kein morphologisch bestimmtes Glied der Blüthe gebunden, fast jeder beliebige Blüthentheil kann als Nektarium fungiren; dieses Wort bezeichnet also keinen morphologischen, sondern einen rein physiologischen Begriff. Häufig ist es nur eine kleine Stelle an der Basis der Carpelle (Nicotiana) oder der Staubfäden (Rheum) oder der Blumenblätter (Fritillaria), die, ohne weiter hervorzutreten, den Nektar bildet, nicht selten sind es drüsige Protuberanzen der Blüthenaxe zwischen den Insertionen der Staubfäden und Blumenblätter (Cruciferen, Fumariaceen); oft verwandelt sich zur Absonderung und Aufbewahrung des Nektars ein Organ, z. B. ein Blumenblatt, in einen hohlen Behälter, indem es eine spornartige Aussackung bildet (Viola), oder alle Blumenblätter bilden sich hohl, krugförmig als Nektarien aus, so bei Helleborus, oder sie nehmen die wunderlichsten Formen an, wie die in Nektarien verwandelten Corollenblätter von Aconitum.

Häufig treten schon in Folge der Bestäubung, noch vor der Befruchtung, auffallende Veränderungen an den Blüthentheilen, zumal am Gynaeceum ein, und besonders dann, wenn die betreffenden Theile von zarter Natur sind; so welken häufig die Narben, Griffel, Corollen, der Fruchtknoten schwillt an (Gagea, Puschkinia) u. dgl. Die auffallendste

Wirkung der Bestäubung macht sich bei vielen Orchideen dadurch geltend, dass sogar die Samenknospen erst in Folge der Bestäubung sich bilden.

Energischer und mannigfaltiger aber sind die Veränderungen, welche durch das Eintreffen des Pollenschlauchs am Embryosack, durch die Befruchtung also, angeregt werden; die Eizelle bildet den Embryo; das Endosperm, bei den Gymnospermen schon vorher (als Prothallium) gebildet, wird bei den Angiospermen erst in Folge der Befruchtung angelegt, die Samenknospen wachsen sammt dem Fruchtknoten, ihre Gewebsschichten differenziren sich, verholzen, werden pulpös, trocknen etc.; die oft enorme Vergrößerung des Ovariums (z. B. bei Cocos, Cucurbita u. a. um das Mehrtausendfache des Volumens) zeigt auffallend, dass die Folgen der Befruchtung sich auch auf die übrige Pflanze erstrecken, insofern diese die Nährstoffe liefert. Auffallende Gestalt-, Struktur- und Volumenänderungen treten meist nur an den Carpellen, Placenten und Samen nach der Befruchtung ein, aber sehr häufig finden solche auch an anderen Theilen statt; so z. B. ist es der Blumenboden, welcher die pulpöse Anschwellung bildet, die man als Erdbeere bezeichnet, und auf deren Oberfläche die kleinen eigentlichen Früchte sitzen; bei den Maulbeeren sind es die Hüllblätter der Blüthe, welche anschwellend die saftige Hülle der Frucht bilden, bei Taxus ist es ein becherförmiger Auswuchs der Axe unter der Samenknospe (Samenmantel), der den nackten Samen mit einer fleischigen, rothen Hülle umgiebt u. s. w. Der populäre Sprachgebrauch pflegt alle diejenigen Theile, welche in Folge der Befruchtung eine auffallende Veränderung zeigen, unter dem Namen Frucht zusammenzufassen, besonders dann, wenn sie sich als ein Ganzes von der Mutterpflanze ablösen; ihm ist die Erdbeere, ebenso wie der mit seinem Samenmantel umhüllte Same von Taxus, ebenso wie die Feige und Maulbeere eine Frucht. Der botanische Sprauchgebrauch indessen schränkt den Umfang des Begriffes Frucht in engere Grenzen ein, die freilich auch nicht scharf gezogen sind. Mit möglichst genauer Anlehnung an den botanischen Sprachgebrauch könnte man das *ganze in Folge der Befruchtung reif gewordene Gynaeceum als Frucht bezeichnen*; besteht dasselbe aus unter sich verwachsenen Carpellen oder einem unterständigen Fruchtknoten, so bildet jedes eine Theilfrucht oder ein Früchtchen; indessen hat auch diese Eingrenzung des Begriffs oft ihr Unbehagliches, und besser schiene es. den Begriff bei bestimmten Abtheilungen besonders zu definiren.

Vor Allem ist hervorzuheben, dass die Frucht morphologisch genommen nichts Neues an der Pflanze ist; alle morphologisch bestimmbaren Theile der Frucht sind schon vor der Befruchtung angelegt und morphologisch charakterisirt, in Folge der Befruchtung werden die Glieder des Gynaeceums nur physiologisch verändert. Morphologisch Neues wird nur in der Samenknospe erzeugt, das Endosperm und der Embryo.

3) *Blüthenstand* (*Inflorescenz*). Endigt ein Spross, der vorher zahlreichere vegetative Blätter bildete, besonders ein kräftiger Hauptspross, mit einer Blüthe, so wird diese als terminal bezeichnet; entwickelt sich dagegen ein seitlicher Spross sofort zur Blüthe, unterhalb derselben höchstens ein oder einige kleine Vorblätter bildend, so wird die Blüthe seitlich (lateral) genannt. Nicht selten endigt schon die erste, aus dem Embryo hervorgegangene Hauptaxe mit einer Blüthe, häufiger aber wächst diese fort oder ihr Wachsthum erlischt, ohne eine Blüthe zu bilden, erst Seitensprosse erster oder zweiter oder höherer Ordnung schließen dann mit Blüthen ab; im ersten Fall kann die Pflanze bezüglich ihrer Blüthenbildung als einaxig, in den anderen Fällen als zwei-, dreiaxig bezeichnet werden. — Wenn eine Pflanze nur terminale Blüthen erzeugt oder wenn die seitlichen Blüthen aus den Axeln einzelner, großer Laubblätter entspringen, so erscheinen sie zerstreut, vereinzelt. Sind dagegen die blüthentragenden Zweige dicht beisammen, sind die Blätter innerhalb dieser Verzweigungsregion kleiner, anders geformt und gefärbt, als die anderen, oder fehlen sie hier ganz, so entsteht ein Blüthen-

stand (Inflorescenz) im engeren Sinne des Wortes, der meist von dem ihn tragenden, vegetativen Stock scharf abgegrenzt erscheint und nicht selten sehr eigenthümliche Formen annimmt, die einer besonderen Nomenclatur bedürfen; indessen tritt dies bei den Gymnospermen nur selten hervor, während die Bildung reichblüthiger, eigenartig geformter Inflorescenzen für die höher entwickelte Gliederung der Angiospermen charakteristisch ist, und daher scheint es zweckmäßig, erst dort die Eintheilung und Benennung der Blüthenstände ausführlicher vorzutragen.

4) Auch bezüglich der Gewebebildung will ich hier nur Eins hervorheben, worin die Gymnospermen und Angiospermen übereinstimmen: Die Gefäßbündel (Fibrovasalstränge) der Phanerogamen zeigen die hervorragende Eigenthümlichkeit, dass jeder in ein Blatt ausbiegende Strang nur der obere Schenkel eines abwärts in den Stamm verlaufenden Stranges ist: mit anderen Worten, es sind gemeinsame Stränge vorhanden, deren jeder einen aufsteigenden, ins Blatt ausbiegenden, und einen absteigenden, im Stamm verlaufenden Schenkel hat; der letztere wird nach Hanstein Blattspurstrang genannt. In den einfachsten Fällen (z. B. bei den meisten Coniferen) biegt nur ein Strang in jedes Blatt aus, ist aber die Insertion des Blattes breit oder dieses überhaupt groß und kräftig entwickelt, so treten mehrere bis viele Stränge aus dem Stamm in das Blatt hinüber, wo sie sich, wenn dieses breit ist, verzweigen; man hat daher einsträngige und mehrsträngige Blattspuren. — Die Blattspurstränge sind meist an der Stelle, wo sie aus dem Stamm ins Blatt übergehen (am Bogen), dicker als in ihrem tieferen Verlauf; jeder Blattspurstrang kann entweder nur durch ein Internodium abwärts verlaufen, oder er durchsetzt deren mehrere; ein Internodium, über welchem mehrere Blätter stehen, hat dann in sich die unteren Theile von Strängen, die oben in verschieden hohe, verschieden alte Blätter ausbiegen. — Der absteigende Blattspurstrang endigt unten nirgends frei, sondern legt sich seitlich an den mittleren oder oberen Theil eines tieferen (älteren) Blattspurstranges an: es kann dies dadurch geschehen, dass der Strang sich unten in zwei Schenkel spaltet, die mit den tieferen Strängen anastomosiren, oder die von oben herabkommenden dünnen Strangenden schieben sich zwischen die oberen Theile der Blattspuren älterer Blätter ein, oder jeder Strang macht eine Biegung nach rechts oder links und legt sich endlich an einen tieferen Strang an. Auf diese Weise werden die ursprünglich isolirten Blattspuren im Stamm in ein zusammenhängendes System vereinigt, welches bei hinreichender Ausbildung den Eindruck machen kann, als ob es durch Verzweigung entstanden wäre, während es thatsächlich aus einzelnen Stücken nachträglich verschmilzt.

Außer den Blattspuren oder absteigenden Schenkeln der gemeinsamen Stränge können im Stamm der Phanerogamen aber auch noch andere Stränge auftreten; zunächst werden häufig in den Knoten des Stammes durch horizontal laufende Stränge Netze (wie bei den Gräsern) oder gürtelförmige Verbindungen (wie bei den Rubiaceen, Sambucus) hergestellt. Ferner können im Stamm längsläufige Stränge sich differenziren, die mit den Blättern nichts zu thun haben, und die Entstehung dieser stammeignen Stränge kann eine sehr verschiedene sein: entweder sie entstehen frühzeitig im Urmeristem des Stammes unmittelbar nach den Blattspuren im Mark (Begonien, Piperaceen, Cycadeen), oder sie werden erst viel später bei fortgesetztem Dickenwachsthum des Stammes im Umfang desselben außerhalb der Blattspurstränge erzeugt, wie bei den Menispermen, Dracaenen.

Das weitere Verhalten der Blattspurstränge ist nun bei den Monocotylen einerseits und den Gymnospermen und Dicotylen andererseits verschieden; bei jenen sind sie geschlossen, bei diesen bleibt eine Schicht fortbildungsfähigen Cambiums übrig, die sich bei stark in die Dicke wachsenden und verholzenden Stämmen meist frühzeitig durch Überbrückung der primären Markverbindungen zu einem vollständigen Ringe (Mantel) schließt und dann nach außen beständig neue Phloemschichten, nach innen Xylem-

schichten erzeugt. Auch in deu Hauptwurzeln und kräftigeren Seitenwurzeln der Gymnospermen und Dicotylen tritt durch nachträgliche Constituirung eines geschlossenen Cambiumringes ein Dickenwachsthum auf, welches den Kryptogamen ebenso wie das des Stammes fremd ist und häufig zur Bildung mächtiger ausdauernder Wurzelsysteme führt, die bei den Monocotylen häufiger durch Rhizome, Knollen und Zwiebeln physiologisch vertreten werden. Mit dem langandauernden Dickenwachsthum hängt endlich die lebhafte und ausgiebige Korkbildung, die meist in Borkebildung, eine ebenfalls den Gefäßkryptogamen und Monocotylen fremde Erscheinung, übergeht, zusammen. Auch in Bezug auf diese Verhältnisse wird es zweckmäßiger sein, die Darstellung des Specielleren in die Charakteristik der einzelnen Abtheilungen aufzunehmen.

Systematische Übersicht der
Samenpflanzen (Phanerogamen).

Das auszeichnende Merkmal gegenüber den Gefäßkryptogamen (Pteridophyten) liegt in der Bildung des Samens; er entsteht aus dem Makrosporangium (der Samenknospe), die in ihrem wesentlichen Theil, dem Nucellus, den Embryosack (die Makrospore) und in diesem das Endosperm (Prothallium) und die Eizelle erzeugt, welch letztere durch den Pollenschlauch, einen Auswuchs des Pollenkorns, befruchtet wird und, zunächst zu einem Vorkeim auswachsend, den Embryo bildet. — Die in Stamm, Blätter, Wurzeln, Haare gegliederte phanerogame Pflanze entspricht der sporenbildenden Generation der Gefäßkryptogamen; der Embryosack ist die Makrospore, das Pollenkorn die Mikrospore; das Endosperm, wenigstens das der Gymnospermen, ist das weibliche Prothallium und der Same vereinigt wenigstens zeitweilig in sich beide Generationen, das Prothallium (Endosperm) sammt der jungen Pflanze der zweiten Generation (dem Embryo).

I.
Phanerogamen ohne Fruchtknoten.

Die Samenknospen sind vor der Befruchtung nicht von einem durch Verwachsung von Fruchtblättern entstandenen Gehäuse (Fruchtknoten) umschlossen; das Prothallium (Endosperm) entsteht vor der Befruchtung und bildet Archegonien; die Pollenkörner erleiden vor der Bildung des Pollenschlauchs Theilungen ihres Inhalts, entsprechend den Mikrosporen der Selaginellen.

Gymnospermen. Die Blattbildung des Embryo beginnt mit einem zwei- oder mehrzähligen Quirl.

A) Cycadeen: Verzweigung des Stammes sehr selten oder ganz unterdrückt, Blätter groß, verzweigt.

B) Coniferen: axilläre Verzweigung reichlich, aber nicht aus allen Blattaxeln, Blätter klein, nicht verzweigt.

C) Gnetaceen: Wuchs sehr verschieden, Blüthen denen der Angiospermen in mancher Hinsicht ähnlich.

II.
Phanerogamen mit Fruchtnoten (Angiospermen).

Die Samenknospen entstehen im Innern eines von verwachsenen Fruchtblättern (oft nur eines mit seinen Rändern verwachsenen Carpells) gebildeten Gehäuses, des Fruchtknotens, der oben die Narbe trägt, auf welcher die Pollenkörner keimen. — Das Endosperm wird nach der Befruchtung gleichzeitig mit dem Embryo gebildet; beide bleiben zuweilen rudimentär. Der Pollen erleidet ebenfalls Theilung seines Inhalts. — Verzweigung gewöhnlich axillär und aus sämmtlichen Axeln vegetativer Blätter.

A) Monocotyledonen: Der Embryo beginnt mit alternirender Blattstellung. — Endosperm meist groß, Embryo klein.

B) Dicotyledonen: Die ersten Blätter des Embryo bilden einen zweigliedrigen Quirl. — Endosperm häufig rudimentär, oft vor der Samenreife vom Embryo aufgesogen.

I. Die Gymnospermen.

Diese Klasse umfasst in den Ordnungen der Cycadeen, Coniferen und Gnetaceen Pflanzen von auffallend verschiedenem Habitus, die aber durch ihre morphologischen Verhältnisse, die Eigenthümlichkeiten der Gewebebildung und vor Allem durch ihre geschlechtliche Fortpflanzung sich als zusammengehörig erweisen und zugleich zwischen den Gefäßkryptogamen und Angiospermen eine vermittelnde Stellung einnehmen, indem sie sich, besonders in ihrer anatomischen Struktur, den Dicotylen unter den letzereren annähern.

Die Pollenkörner verrathen ihre Natur als Mikrosporen, indem sie vor der Verstäubung eine oder mehrere Theilungen ihres Inhalts in Zellen erfahren, von denen die einen (oder die eine) ein sehr rudimentäres männliches Prothallium darstellen, während eine andere, und zwar die größte dieser Zellen zum Pollenschlauch auswächst, wenn das Pollenkorn auf den Kern der Samenknospe gelangt. Die Pollensäcke (Mikrosporangien) sind hier immer Auswüchse der Unterseite unzweifelhafter Blattgebilde (Staubblätter); sie entstehen entweder in großer Anzahl oder zu mehreren oder endlich zu zweien auf einem Staubblatt, ohne unter sich zu verwachsen.

Die fast immer gerade und meist nur mit einem Integument versehene Samenknospe erscheint entweder als das metamorphosirte Ende der Blüthenaxe selbst, oder sie entspringt seitlich unter deren Scheitel, oder axillär oder auf eigenthümlichen Placentagebilden oder endlich aus der Oberseite oder den Rändern der Carpelle, die hier niemals vor der Befruchtung durch Verwachsung einen ächten Fruchtknoten bilden, wohl aber oft während der Samenreife beträchtlich heranwachsend zusammenschließen und die Samen verbergen, bis sie zur Reifezeit meist wieder aus einander weichen, um die Samen ausfallen zu lassen; doch sind auch die Fälle nicht selten, wo die Samen von Anfang bis zu Ende ganz nackt bleiben. — Der Embryosack bildet sich in dem kleinzelligen Nucellus aus dem ursprünglich hypodermalen Archespor tief unter dessen Scheitel, nahe an seiner Basis, und bleibt bis zur Befruchtung von einer dicken Lage des Kerngewebes umschlossen. Zuweilen beginnt die Bildung mehrerer Embryosäcke in einem Knospenkern, aber nur einer gelangt zur vollen Entwicklung. — Schon lange vor der Befruchtung entsteht in dem durch seine derbe (theilweise, wie z. B. bei Cycadeen, mit einer cutikularisirten, dem Exospor entsprechenden Außenschicht versehenen) Wandung ausgezeichneten Embryosack das Prothallium (Endosperm) durch Bildung freier Zellen, die aber bald zu einem Gewebe zusammenschließen und sich durch Theilung vermehren. Auf diesem wie bei den Selaginellen endogenen Prothallium entstehen die Archegonien in mehr oder minder großer Anzahl. Nach Strasburger bildet sich je eines aus einer dem Scheitel des Embryosackes anliegenden Prothalliumzelle, die beträchtlich heranwachsend durch Thei-

lung den Hals und die Centralzelle des Archegoniums erzeugt; ein kleiner oberer Theil der großen Centralzelle wird wie bei den Gefäßkryptogamen als Kanalzelle abgesondert, während der übrige, größere Theil der Centralzelle sich zum Ei gestaltet. — Nachdem der Pollenschlauch das Gewebe des Nucellus durchwachsen hat und bis zum Archegonium eingedrungen ist, wo er den befruchtenden Stoff an die Eizelle desselben abgiebt, bildet sich in dieser letzteren der Embryo, zu dessen Bildung entweder die ganze Eizelle (z. B. bei Gingko) oder nur ein kleiner, untererer Theil derselben verwendet wird[1]. Von den anfangs niedrigen Vorkeimzellen wachsen sodann die mittleren oder oberen zu langen Schläuchen aus, welche, die unteren vor sich herschiebend, das Archegonium unten durchbrechen und in eine erweichte Partie des Prothalliums vordringen. Zuweilen trennen sich die neben einander entstehenden Vorkeimschläuche und jeder erzeugt an seinem Scheitel eine kleinzellige Embryoanlage; aus diesem Grunde und weil oft mehrere Archegonien in einem Prothallium befruchtet werden, enthält der unreife Same mehrere rudimentäre Embryonen (er ist polyembryonisch), von denen aber gewöhnlich nur einer kräftig heranwächst, während die anderen verkümmern.

Während der Ausbildung des Embryo nimmt das Prothallium, mit Nahrungsstoffen sich füllend, an Umfang beträchtlich zu, der es umschließende Embryosack wächst mit und verdrängt das umliegende Gewebe des Nucellus (Knospenkerns) endlich ganz; das Integument oder eine innere Schicht desselben bildet sich zur harten Samenschale aus, während nicht selten (bei frei liegenden Samen) die äußere Gewebemasse desselben fleischig pulpös wird und dem Samen das Ansehen einer pflaumenartigen Frucht verleiht (Cycas, Salisburya); nicht selten erstrecken sich die Wirkungen der Befruchtung auch auf die Carpelle oder andere Theile der Blüthe, die dann mächtig heranwachsen und fleischige oder holzige Umhüllungen der Samen oder Polster unterhalb derselben bilden.

Der reife Same ist immer mit Endosperm (Prothallium) erfüllt, in welchem der deutlich in Stamm, Blätter und Wurzel gegliederte Embryo liegt: er erfüllt eine axile Höhlung des Endosperms, ist immer gerade ausgestreckt, seine Wurzelspitze dem Mikropylenende, seine Blattspitzen dem Samengrund zugekehrt. Die ersten Blätter, welche der embryonale Stamm erzeugt, stehen in einem Quirl, der meist aus zwei opponirten, aber auch nicht selten aus drei, vier, sechs, neun und mehr Gliedern besteht. Bei der Entfaltung des Embryo, der Keimung, tritt zuerst die Wurzelspitze aus der aufspringenden Samenschale hervor, durch Verlängerung der Cotyle-

---

1) Die Gymnospermen bieten im Pflanzenreiche das einzige Beispiel der im Thierreich weit verbreiteten Erscheinung einer »meroblastischen« d. h. nur aus einem Theile der Eizelle erfolgenden Embryobildung, ohne dass man aber hier zwischen »Bildungsdotter und Nahrungsdotter« unterscheiden könnte.

donen (der ersten Blätter) wird auch die Knospe, die sich nun zwischen diesen am Scheitel des Stämmchens bildet, hinausgeschoben, während die Keimblätter noch im Endosperm (Prothallium) stecken bleiben und so lange darin verweilen, bis die Nährstoffe desselben aufgesogen, in die Keimtheile übergeführt sind; zuweilen werden sie durch die Streckung des Keimstengels herausgezogen und über die Erdoberfläche gebracht, wo sie sich als erste Laubblätter entfalten. Die Keimblätter der Coniferen ergrünen schon innerhalb des Samens, in tiefer Finsterniss; es findet hier, wie bei den Farnen, Chlorophyllbildung ohne Mithilfe des Lichtes statt; ob dies auch bei den Cycadeen und Gnetaceen geschieht, ist unbekannt. — Die von dem Samen befreite junge Pflanze besteht nun aus einem senkrechten Stämmchen, das unten ohne scharfe Grenze in die erste senkrecht hinabwachsende kräftige Pfahlwurzel übergeht, aus welcher bald zahlreiche Nebenwurzeln in akropetaler Ordnung hervortreten, die schließlich ein meist mächtiges Wurzelsystem bilden. Der Keimstamm wächst senkrecht aufwärts, und gewöhnlich ist sein Wachsthum nicht nur unbegrenzt, sondern auch viel kräftiger, als das aller Seitensprosse, auch wenn solche sich, wie bei den Coniferen, reichlich bilden; bei der merkwürdigen Gnetacee Welwitschia hört das Scheitelwachsthum des Stammes jedoch frühzeitig ganz auf, und selbst die Erzeugung neuer Laubsprosse unterbleibt hier, wie auch gewöhnlich bei den Cycadeen.

Eine Scheitelzelle fehlt sowohl den Sprossenden wie den Wurzelspitzen der Gymnospermen; indem sie hierin den anderen Phanerogamen gleichen, unterscheiden sie sich von diesen jedoch dadurch, dass das Urmeristem des Vegetationspunktes am Spross entweder gar keine (Cycadeen, Abietineen) oder nur eine undeutliche Differenzirung von Dermatogen (junger Epidermis) und Periblem (junger Rinde) erkennen lässt. In der Wurzelspitze ist der am Scheitel scharf umgrenzte axile Fibrovasalkörper (Pleromstrang) von einer Fortsetzung des Rindengewebes (Periblem) überzogen, dessen Zellschichten, wo sie den Scheitel überwölben, sich verdicken und spalten und so die Wurzelhaube bilden.

Terminale B l ü t h e n am Hauptstamm kommen nur bei den Cycadeen (und auch hier nicht ausschließlich) vor; sonst sind es kleine Seitensprosse, meist von höherer Ordnung, die sich zu Blüthen ausbilden. Die Blüthen sind immer diklinisch, die Pflanzen selbst monöcisch oder diöcisch. Die männliche Blüthe besteht aus einer meist stark verlängerten dünnen Axe, an welcher die Staubblätter meist zahlreich spiralig oder in Quirlen angeordnet sind. Die weiblichen Blüthen sind in ihrer äußeren Erscheinung außerordentlich verschieden und denen der Angiospermen meist sehr unähnlich; nur bei den Gnetaceen tritt eine Art Perigon von zarteren Blättern auf, bei den Cycadeen und Coniferen fehlt es, oder es ist durch Schuppen vertreten; was aber auch die weiblichen Blüthen derselben, abgesehen von dem Mangel des Fruchtknotens, besonders fremdartig macht, ist die

Verlängerung der Blüthenaxe, an welcher die Blattgebilde nicht in concentrischen Kreisen, wie bei den Angiospermen, sondern in deutlich aufsteigender schraubiger Anordnung oder in alternirenden Quirlen auftreten, wenn sie zahlreich sind: wo nur wenig Samenknospen an einem nackten oder kleinblättrigen Blüthenspross erzeugt werden, wie bei Podocarpus und Gingko, da hört meist auch die letzte Spur einer habituellen Ähnlichkeit mit den Angiospermenblüthen auf. Zur Orientirung auf diesem Gebiet braucht man aber nur an der gegebenen Definition, dass eine Blüthe eine mit Geschlechtsorganen besetzte Sprossaxe ist, festzuhalten, um immer im Klaren darüber zu sein, was man hier eine Blüthe nennen soll [1].

Über die Gewebebildung der Gymnospermen vergl. den Anhang zu der ganzen Klasse.

A. Die Cycadeen [2]

sind diejenigen Gymnospermen, welche in ihrem Habitus und ihren sonstigen Verhältnissen den »Gefäßkryptogamen« speciell den Farnen noch am nächsten stehen, und unter den Farnen zeigen sie am meisten Anklänge an die Marattiaceen. Wie diese spielten sie in der Vorwelt eine große Rolle, und waren einst mit den Coniferen die hauptsächlichsten Vertreter der »Phanerogamen«.

Die ganze Oberfläche des Stammes ist mit spiralig geordneten großen Blättern besetzt, Internodien sind nicht zu unterscheiden. Die Blätter bilden an der Spitze des Stammes eine bald viel bald wenig blättrige Laubkrone, wie bei vielen Farnen. Sie sind von zweierlei Art: in periodischem Wechsel mit den großen, gestielten, gefiederten oder fiedertheiligen Laubblättern treten Niederblätter auf, trockene, braune behaarte, sitzende, lederartige Schuppen von verhältnissmäßig geringer Größe, die an Zahl innerhalb der einzelnen Perioden die Laubblätter meist bedeutend über-

---

1) Es wäre vielleicht zweckmäßiger, überhaupt nur bei den Gnetaceen und Angiospermen von Blüthen zu reden, denn ebensogut wie eine männliche Blüthe von Pinus könnte man auch einen Sporangienstand von Selaginella Blüthe nennen. Beide sind aber in der That nichts anderes als Sporangienstände resp. mit Sporophyllen besetzte Sprosse, während bei den Angiospermen, wenigstens in den typischen Fällen, noch weitere Modifikationen dazu kommen.

2) Miquel: Monographia Cycadearum. 1842. — Karsten: Organographische Betracht. über Zamia muricata. Berlin 1857. — Mohl, Bau des Cycadeenstammes (verm. Schriften p. 195). — Mettenius: Beitr. zur Anat. der Cycadeen. Abhandl. der Kgl. Sächs. Ges. d. Wiss. VII. 1861. — De Bary: Vgl. Anat. s. u. — Kraus: Über den Bau der Cycadeenfiedern. Jahrbuch für wissensch. Bot. Bd. IV. — De Bary, Bot. Ztg. 1870. p. 574. — Juranyi: Bau und Entwicklung des Pollens bei Ceratozamia. Jahrb. für wiss. Bot. Bd. VIII, p. 382. — Braun, Üb. die Gymnospermie der Cycadeen, Mon. Ber. der Berl. Ak. 1875. — Warning, Untersogelser og Betragtninger over Cycaderne. Königl. Danske Videnskabes Selsk. obersigter 1877); id.: Bidrag til Cycadernes Naturhistorie, overs. over d. Kgl. D. Vidensk. Selsk. Forh. 1879. — Treub, Recherches sur les Cycadées. annal. du jardin. Bot. de Buitenzoog. II. Bd. 1881.

treffen. Dieser Wechsel von Nieder- und Laubblättern, bei den Coniferen und Angiospermen weit verbreitet, findet sich bei den Farnen nur bei Osmunda[1]. Die Niederblätter sind auch hier, wie dies allgemein der Fall ist[2], umgebildete Laubblattanlagen, bei denen die Spreitenanlage verkümmert, während der Blattgrund eine beträchtliche Entwicklung erlangt. In jedem oder jedem zweiten Jahre entsteht eine Rosette von großen Laubblättern, zwischen denen sich nun die Terminalknospe des Stammes mit Schuppen umhüllt, unter deren Schutz der neue Laubblattcyklus langsam sich heranbildet. Dieser Wechsel beginnt bei Cycas u. a. schon mit der Keimung, indem auf die (laubblattähnlichen) Cotyledonen eine Anzahl von Schuppenblättern folgt, welche die Knospe umhüllen; aus dieser entwickelt sich dann gewöhnlich nur ein gefiedertes noch kleines Laubblatt, worauf wieder Schuppen folgen. Bei Zamia dagegen geht der Niederblattbildung ein Laubblatt voraus. — In beiden Fällen treten mit zunehmender Erstarkung der Pflanze die Laubblätter in immer größerer Zahl und Ausbildung auf, um dann, nachdem die älteren abgestorben sind (ihre stehenbleibenden Grundstücke bilden mit den alten Niederblättern bei manchen Arten — Cycas, Encephalartos, Ceratozamia etc. — einen eigenthümlichen Schuppenpanzer auf der Oberfläche des Stammes), die jedesmalige Blattkrone darzustellen, während gleichzeitig die darüber stehenden Schuppen die Stammknospe einschließen. In dieser werden die Laubblätter so weit vorgebildet, dass sie schließlich, wenn sie die Knospe sprengen, sich nur noch zu entfalten haben, was dann in kurzer Zeit geschieht, während bis zur Entfaltung der nächsten Laubrosette ein bis zwei Jahre vergehen. Die Knospenlage der Blätter erinnert ebenfalls einigermaßen an die der Farne: bei Cycas sind die Fiederblättchen eingerollt, das Blatt im Ganzen aber gerade ausgestreckt, bei Zamia und Ceratozamia ist das Blatt im Ganzen mit der Spitze mehr oder weniger eingekrümmt oder schwach gerollt, während die Fiederblättchen gerade gestreckt sind. Die Blattspreite ist gefiedert, bei der Gattung Bowenia doppelt gefiedert. Die meist sitzenden Fiederblättchen zeichnen sich bezüglich ihrer Nervatur aus durch das gänzliche Fehlen der Anastomosenbildung, die Häufigkeit dichotomer Theilung und die Gleichwerthigkeit sämmtlicher Nerven (mit Ausnahme von Bowenia), Charaktere, die, weil sie bei der Bestimmung fossiler Überreste in Betracht kommen, hier angeführt sein mögen.

Der Stamm ist in der Jugend knollenförmig, eine Form, die er bei manchen Arten auch später beibehält. Selten erreicht er eine beträchtlichere Höhe wie z. B. bei Cycas, und ist auch meist unverzweigt, wie dies bei ähnlich wachsenden Farnstämmen (Aspidium filix mas, Ophioglossen, Isoëtes etc.) der Fall ist, wo ebenfalls bei sehr langsamer Verlängerung das

1) Nach PRANTL, allein nicht an allen Exemplaren.

2) Vgl. Bot. Ztg. 1880: Beitr. zur Morphologie und Physiologie des Blattes. p. 753 ff.

fortwachsende Ende relativ beträchtlich dick ist. Mehr Ähnlichkeit hat der Cycadeenstamm noch mit dem der Baumfarne, der ebenfalls, ohne Internodien zu bilden, mit Blattnarben und Blattstielästen dicht besetzt ist. Auch nimmt der Cycadeenstamm wie jene dicht unter dem Scheitel frühzeitig beträchtlich zu, während ein späteres Dickenwachsthum kaum bemerklich ist. Der anatomische Bau soll unten kurz berührt werden.

Dagegen unterscheiden sich die Cycadeen von allen Gefäßkryptogamen durch den Besitz einer Pfahlwurzel. Nebenwurzeln treten über die Erde hervor und verzweigen sich hier dichotomisch. In den Intercellularräumen der Wurzel findet sich häufig eine Nostocacee[1]) (Anabaena), deren Vorhandensein schlauchförmige Ausstülpungen der angrenzenden Zellen veranlasst, sie ist aber nicht die Ursache der gabeligen Verzweigung (wie eine solche z. B. bei Coniferenwurzeln durch Pilzmycelien veranlasst wird).

Die Blüthen der Cycadeen sind immer diöcisch, die Pflanzen selbst also männlich oder weiblich, beiderlei Blüthen erscheinen am Gipfel des Stammes, entweder einzeln wie bei Cycas als Terminalblüthe des Stammes, oder zu zwei und mehr wie bei Zamia muricata und Makrozamia spiralis vielleicht als metamorphosirte Gabelzweige des Stammes. Die Blüthe besteht aus einer kräftigen und zapfenförmig verlängerten Axe, die unten zuweilen einen nackten Stiel darstellt, sonst aber mit zahlreichen spiralig geordneten makro- oder mikrosporangientragenden Blättern dicht besetzt ist. Die »Blüthen« von Cycas unterscheiden sich somit in nichts wesentlich von den Sporangienständen vieler »Gefäßkryptogamen«.

Bei Cycas ist die weibliche Blüthe eine nur wenig metamorphosirte Laubblattrosette des Stammes, dessen Scheitel über derselben wieder zunächst Schuppenblätter, dann neue Laubblätter, Niederblätter und sporangientragende Blätter bildet, ganz ebenso wie bei manchen Farnen z. B. Struthiopteris ein Wechsel zwischen sterilen und fertilen Blättern auftritt. Der Stamm durchwächst hier also die weibliche Blüthe[2]). Die einzelnen makrosporangientragenden Blätter sind zwar viel kleiner als die gewöhnlichen Laubblätter, aber im Wesentlichen ebenso geformt und gebaut wie diese. Die untern Fiederblättchen sind durch Makrosporangien (Samenknospen) ersetzt, die schon vor der Befruchtung der Archegonien die beträchtliche Größe einer reifen mittelgroßen Pflaume erreichen, der befruchtete reife Same (das veränderte, die Makrospore einschließende Makrosporangium) gewinnt die Dimensionen und das Aussehen eines mittelgroßen Apfels, der ganz frei am Fruchtblatt hängt. — Die sehr zahlreichen mikrosporangientragenden Blätter (Staubblätter) der männlichen Blüthen sind viel kleiner, 7—8 cm lang und nicht gegliedert, aus schmälerer Basis nach vorn

1) Reinke, Bot. Ztg. 1879. p. 473 ff.

2) Freilich hat dies »Durchwachsen« hier eigentlich einen andern Sinn, als bei den Angiospermen.

verbreitert und endlich zugespitzt, auf ihrer Unterseite befinden sich Sori mit zahlreichen Mikrosporangien, die ganze Blüthe ist 30—40 cm lang.

Die weiblichen und männlichen Blüthen der anderen Cycadeengattungen gleichen äußerlich ungefähr den Tannenzapfen; auf einem kurzen nackten Stiel erhebt sich die relativ dünne Blüthenaxe als Spindel, an welcher die zahlreichen makro- oder mikrosporangientragenden Blätter dicht gedrängt sitzen (Fig. 247), um endlich mit nacktem, nicht weiter fortwachsendem Scheitel abzuschließen (Fig. 247 *D*). Die Staubblätter sind zwar immer nur klein im Vergleich zu den Laubblättern derselben Pflanzen, aber doch die größten und massivsten Staubblätter, die überhaupt bei Samenpflanzen vorkommen: bei Makrozamia wie bei Cycas bis 6—8 cm lang und bis 3 cm breit; sie sitzen mit ziemlich schmaler Basis auf der Blüthenaxe, verbreitern sich dann zu einer Art Lamina und spitzen sich vorn einfach zu (Makrozamia), oder theilen sich in zwei hakige Spitzen (Ceratozamia); oder aber der untere Theil des Staubblattes ist dünner, stielartig und trägt eine schildförmige Verbreiterung (Zamia). Von den Staubblättern der meisten anderen Samenpflanzen unterscheiden sich diese auch durch ihre Dauerbarkeit, sie verholzen und werden oft sehr hart. — Die zahlreichen Mikrosporangien (Pollensäcke) auf der Unterseite der Staubblätter sind meist in kleine Gruppen, zu zwei bis fünf, dem Sorus der Farne ähnlich, zusammengestellt, die ihrerseits wieder größere Gruppen auf der rechten und linken Blattseite bilden. Die Pollensäcke sind rund oder ellipsoidisch, meist etwa 1 mm groß, und sitzen der Unterseite des Staubblattes mit schmaler Basis an, bei Zamia spiralis sind sie nach KARSTEN sogar gestielt; sie springen mit einem Längsriss auf.



Fig. 246. Ein Fruchtblatt (Carpell) von Cycas revoluta ungefähr 1/2 der natürl. Gr. — *f* die Lacinien des laubblattähnlichen Carpells, *sk* Samenknospen an Stelle der unteren Fiedern *sk'* eine weiter entwickelte Samenknospe.

Die Entwicklung der Mikrosporangien und der sie tragenden Blätter, der Staubblätter, ist am vollständigsten, aber auch hier keineswegs lückenlos, bei Zamia muricata[1]) bekannt. An dem jungen Staubblatte bilden sich rechts und links an seinem Grunde je ein Lappen (ein rudimentäres Fiederblättchen?), auf diesen seitlichen Ausbreitungen entstehen als halbkugelige Höcker zunächst die Placenten (receptacula), sechs auf jedem Lappen. Auf jedem Placentahöcker entstehen zwei Mikrosporangien (Pollensäcke) im Wesentlichen in gleicher Weise wie bei den Marattiaceen, und wie bei diesen findet sich wohl unzweifelhaft auch hier ein einzelliges Archespor. Auf älteren Stadien bestehen die Mikrosporangien aus einer aus mehreren Zellschichten gebildeten Wandung und einem inneren Complex von größeren, mit dichtem Plasma erfüllten Zellen, den Pollenmutterzellen. Der Complex derselben ist umkleidet von einer doppelten Lage schmaler, dünnwandiger Tapetenzellen. Die Pollenmutterzellen theilen sich zunächst in zwei, dann in vier Tochterzellen (ähnlich wie bei den meisten Monocotylen). Die freigewordenen Mikrosporen (Pollenkörner) von Ceratozamia (Fig. 248) sind einzellig und kugelig. Bei ihrem weiteren Wachsthum theilt sich jedoch der von einer Exine und Intine umgebene Inhalt in zwei Zellen, eine große und eine kleine, jede mit einem Zellkern versehen. Die kleine, auf der einen Seite der Intine des Korns anliegend, wölbt sich auf der anderen Seite und wächst so papillenförmig in die größere hinein; diese kleinere Zelle erleidet nun noch eine Quertheilung (d. h. parallel der ersten Theilung des Korns), der zuweilen noch eine zweite folgt: so entsteht ein der Intine an einer Seite

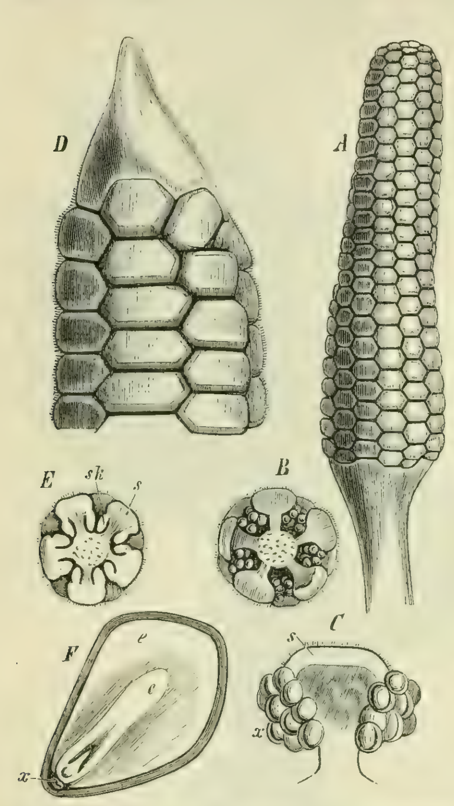


Fig. 247. Zamia muricata nach Karsten. *A* eine männliche Blüthe in nat. Gr.; *B* Querschnitt derselben; *C* ein Staubblatt derselben mit den Pollensäcken *x* und dem schildförmigen Träger *s* (von unten gesehen). *D* der obere Theil einer weiblichen Blüthe in nat. Gr. *E* Querschnitt derselben, *s* die schildförmigen Träger der Samenknospen *sk*. — *F* reifer Samen im Längsschnitt, *e* Prothallium (Endosperm), *c* Cotyledonen, bei *x* der zusammengewickelte Embryoträger.

1) Treub, Recherches sur le Cycadées. Annales du jardin botanique de Buitenzoog. Vol. II, p. 52—53.

ansitzender, in den Raum der großen Zelle hineinragender, zwei- bis dreizelliger Körper, ähnlich wie bei den Abietineen, von denen die Ceratozamia jedoch dadurch abweicht, dass hier, wie bei den Cupressineen, die große durch die erste Theilung des Korns entstandene Zelle zum Pollenschlauch auswächst; der kleine Zellkörper im Korn (das rudimentäre Prothallium) bleibt dabei unthätig. — Bei Cycas Rumphii, Encephalartos und Zamia zerfällt das Pollenkorn nach de Bary ebenfalls in eine große und eine kleine Zelle, welch letztere sich auch hier noch einmal theilt; auch hier wächst die große Zelle zum Pollenschlauch aus. — Die Stelle, wo die zum Schlauch sich ausstülpende Intine die Exine durchbricht, liegt dem kleinen Zellkörper (dem Prothallium des Korns) diametral gegenüber; hier ist die Exine dünner und am trockenen Pollenkorn tief eingefaltet, so dass der Querschnitt des trockenen Korns nierenförmig erscheint: bei Wasseraufnahme, die der Bildung des Pollenschlauchs vorausgeht, rundet sich das Korn jedoch wieder ab.

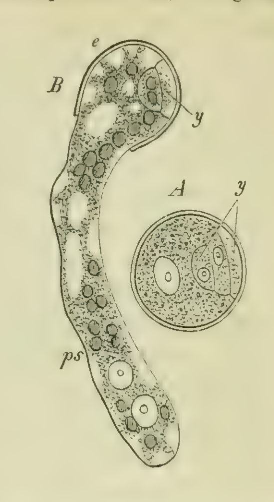


Fig. 248. Ceratozamia longifolia nach Juranyi. — *A* Pollenkorn vor der Keimung mit dem dreizelligen Körper *y*. — *B* keimendes Pollenkorn: *e* die Exine, *ps* Pollenschlauch aus der Intine entstanden; *y* innerer Zellkörper.

Die Fruchtblätter stehen spiralig oder anscheinend verticillirt dichtgedrängt an der Axe der weiblichen Blüthe. Die von Cycas wurde schon oben beschrieben; bei Zamia, Encephalartos, Makrozomia und Ceratozamia sind die Carpelle viel kleiner und tragen nur je zwei Makrosporangien (Samenknospen), eine rechts und eine links an dem schildartigen vorderen Theil, der von einem dünnen Basalstück (Stiel) getragen wird. Das Makrosporangium (die »Samenknospe«) ist immer gerad (atrop) und besteht aus einem massiven Nucellus und einem dicken, massigen Integument, welches von zahlreichen Gefäßbündeln in seinem Innern durchzogen wird. Die Mikropyle wird von einem dünnen Röhrchen gebildet, in welches sich der Rand des Integuments zusammenzieht und verlängert. Im Grunde der »Samenknospe« findet sich der Complex von sporenerzeugenden Zellen, hervorgegangen, wie wir aus Analogiegründen annehmen dürfen, aus einem, wahrscheinlich einzelligen, hypodermalen Archespor. Allein wie bei Selaginella gelangt nur eine Zelle des sporogenen Complexes zur Weiterentwicklung. Sie zeichnet sich vor den andern bald durch ihre Größe aus, und theilt sich noch in drei Zellen, von denen gewöhnlich die unterste zur Makrospore wird, indem sie die beiden obern verdrängt. Die Membran der Makrospore verdickt sich und spaltet sich in zwei Schichten, deren äußerste cuticularisirt ist, gerade wie die Membran einer freiwerdenden Makrospore.

Die Entwicklungsgeschichte der Makrosporangien ist bei den Cycadeen nicht so genau bekannt wie bei den Coniferen, doch hat Treub[1]) neuerdings über die von Ceratozamia longifolia einige bemerkenswerthe Daten beigebracht. Die Anfänge des sporogenen Zellcomplexes sind als eine dem Gewebe eines Seitenlappens des Fruchtblattes eingesenkte Zellgruppe sichtbar, ehe irgendwelche äußere Differenzirung des Makrosporangiums vorhanden ist, mit anderen Worten, das Makrosporangium gleicht in seinen Jugendzuständen z. B. dem von Ophioglossum. Aus der Wucherung der über dem jugendlichen sporogenen Zellcomplex gelegenen Zellen (die bei einem Ophioglossumsporangium einfach zur Sporangienwand werden) geht der Nucellus hervor, um welchen sich ein Ringwall, das Integument, erhebt. Es zeigt also die Entwicklungsgeschichte des Cycadeenmakrosporangiums, dass, verglichen mit den Sporangien der »Gefäßkryptogamen«, der Nucellus der Hauptsache nach nichts anderes ist, als eine Wucherung der Außenwand des Makrosporangiums[2]), während das Integument eine Neubildung darstellt; eine Entstehung der Makrosporen durch Viertheilung einer Mutterzelle wie bei den heterosporen Gefäßkryptogamen findet sich hier nicht.

Die heranwachsende Makrospore übt eine zerstörende Wirkung auf die umgebenden Zellen aus, wie z. B. die Makrospore von Isoëtes. Wie diese füllt sie sich mit dem Gewebe des Prothalliums, das unter dem Scheitel der Makrospore Archegonien erzeugt.

Die Existenz einer Bauchkanalzelle erscheint noch zweifelhaft, die Zahl der Halskanalzellen ist auf zwei beschränkt, die oft lappenförmig auswachsen. — Durch Resorption einer Gewebepartie des Makrosporangiums bildet sich unter der Mikropyle eine Höhlung, die sogenannte Pollenkammer (»chambre pollinique« Brogniart), in welche der Pollen (die Mikrospore), wenn er in die Mikropyle gelangt ist, zu liegen kommt. Die Bildung des Embryos findet bei manchen Cycadeen wie bei manchen Coniferen erst nach Aussaat des Samens statt und ist ebenfalls noch nicht genügend bekannt, jedes Archegonium erzeugt wie bei Selaginella einen Embryoträger. Wie bei manchen heterosporen Gefäßkryptogamen (Salvinia, Pilularia etc.) zeigt das Prothallium der Cycadeen, wenn die Archegonien nicht befruchtet werden, eine selbstständige Weiterentwicklung: es sprengt seine Umhüllung und ergrünt am Lichte. — Von den Embryoanlagen, deren Embryoträger (Vorkeime) noch im reifen Samen als Knäuel langer Fäden nachweisbar sind, entwickelt sich nur eine. Die Bestäubung scheint durch den Wind vermittelt zu werden: die Mikropyle scheidet Flüssigkeit aus, in welcher die Pollenkörner hängen bleiben, um dann in die Höhlung unterhalb der Mikropyle, die Pollenkammer, heruntergezogen zu werden, von wo sie ohne Zweifel ihre Schläuche bis zu den Archegonien treiben. Die Zahl der Cotyledonen ist keine bestimmte, Ceratozamia hat nur einen, Cycas und Zamia zwei,

---

1) A. a. O. p. 12 ff. des Sep.-Abdr.

2) Vgl. Bot. Ztg. 1881 No.

die mit ihrer Innenfläche gerade an einander liegen und hier gegen die Spitze hin verwachsen; die Neigung der späteren Laubblätter sich zu verzweigen tritt zuweilen schon an diesen Keimblättern hervor, indem sich am größeren eine rudimentäre Lamina mit Andeutung von Fiederlappen bildet, wie bei Zamia (Fig. 249 *B'*). Der in feuchter Erde liegende Same keimt erst nach längerer Zeit; die Samenschale springt am Hinterende auf und entlässt die anfangs kräftig abwärts fortwachsende Hauptwurzel, die später zuweilen rübenartig erstarkt oder ein System dickerer Fadenwurzeln erzeugt. Nach der von Schacht entlehnten Fig. 249 *C* und nach neueren Angaben Reinke's ist die Verzweigung der Hauptwurzel seitlich monopodial, Miquel giebt aber wiederholt für die dünneren Wurzeln älterer Pflanzen von Cycas glauca und Encephalartos gabelige Theilungen an. Nach Reinke und Strasburger verzweigen sich nur die aus dem Boden hervortretenden Nebenwurzeln dichotomisch. — Durch die Verlängerung der im Endosperm verharrenden und dort die Nahrung aufsaugenden Cotyledonen werden auch deren Basaltheile und die dazwischen liegende Keimknospe (Plumula) aus den Samen hinausgeschoben. Nicht nur das die Cotyledonen tragende Axenstück, sondern auch die oberhalb derselben sich fortbildende Axe bleibt sehr kurz, während schon unter dem Scheitel eine beträchtliche Umfangszunahme durch massenhafte Entwicklung parenchymatischen Gewebes eintritt; so gewinnt der Stamm die Form einer rundlichen Knolle, die er bei manchen Arten auch behält.

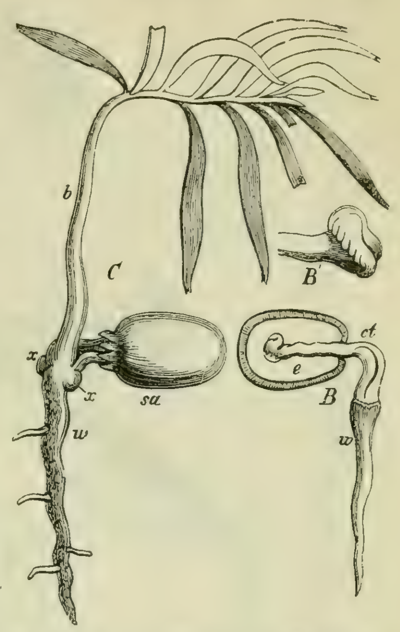


Fig. 249. *B*, *B'*, *C* Keimung von Zamia spiralis nach Schacht (verkleinert). *B* beginnende Keimung, *ct* die Cotyledonen, oberhalb ihrer verlängerten Basis verwachsen, einer von beiden an der Spitze mit Andeutung einer gefiederten Lamina (*B'*); *C* Keimpflanze, sechs Monate alt. Es bedeutet: *sa* Same, *ct* Cotyledonen, *w* die Hauptwurzel, *b* das erste gefiederte Blatt: *xx* die Anlagen der später aufwärts wachsenden Seitenwurzeln.

B. Die Coniferen [1]).

1) Keimung. Das Endosperm umgiebt den Embryo wie ein dickwandiger, am Wurzelende offener Sack; der Embryo liegt gerade gestreckt in der centralen Höhlung des Endosperms; sein Axenkörper geht hinten

1) Über die Blüthenbildung: Rob. Brown, vermischte Schriften IV. 15. — H. v. Mohl, verm. Schriften pag. 55 ff. — Eichler, Über die weiblichen Blüthen der Coniferen, Monatsber. der Kgl. Akad. d. Wissensch. Novbr. 1881. — Hofmeister, Vergl. Untersuchun-

continuirlich in die Anlage der Hauptwurzel über und trägt am Vorderende zwei oder mehr Cotyledonarblätter in einem Quirl, zwischen denen er mit rundlichem Scheitel endigt (Fig. 250 *I*); zwei opponirte Keimblätter haben die Taxineen, die meisten Cupressineen und Araucarien; doch kommen bei den Cupressineen auch drei- und neungliederige, bei Araucarien auch viergliedrige Cotyledonarquirle vor, während bei den Abietineen selten zwei, häufiger vier oder mehr (bis 15) Keimblätter auftreten.

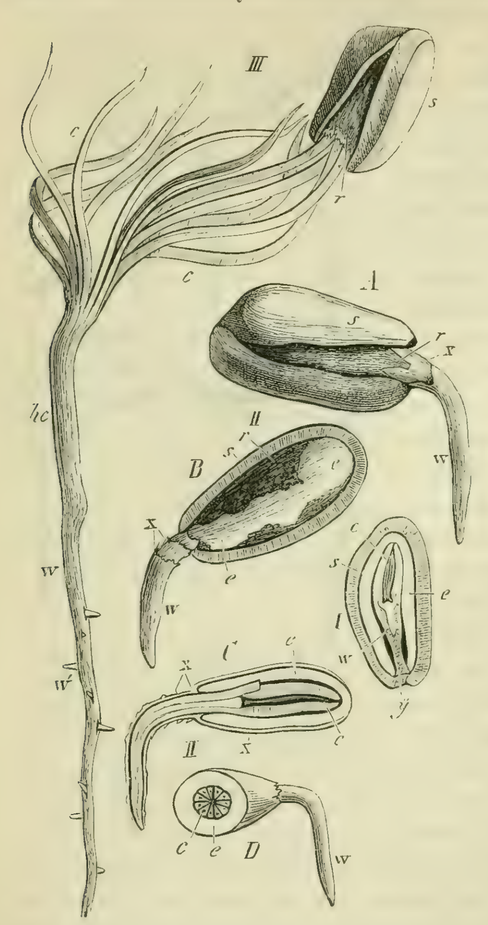


Fig. 250. Pinus Pinea: *I* medianer Längsschnitt des Samens, bei *y* dessen Mikropylenende; *II* beginnende Keimung, Austritt der Wurzel, *III* Ende der Keimung, nach Aussaugung des Endosperms (der Same lag zusammen am Boden und wurde deshalb von den Cotyledonen bei Streckung des Stammes mit emporgehoben). — *A* zeigt die gesprengte Samenschale *s*, *B* zeigt das Endosperm *e* nach Wegnahme der einen Schalenhälfte, *C* Längsschnitt des Endosperms und Keims, *D* Querschnitt desselben bei beginnender Keimung. — *c* die Cotyledonen, *w* die Hauptwurzel, *x* der von dieser ausgestülpte Embryosack (bei *Bx* zerrissen); *hc* hypocotyles Glied der Axe, *w'* Nebenwurzel; *r* rothe Haut innerhalb der harten Samenschale.

Im feuchten Boden liegend schwillt das Endosperm an, sprengt die Samenschale am Wurzelende des Keims, welches zunächst durch Verlängerung der Axe hinausgeschoben wird und dann zu einer kräftigen absteigenden Pfahlwurzel heranwächst, aus welcher in akropetaler Reihenfolge rasch nach einander Seitenwurzeln hervortreten, die sich später verzweigen; so wird der Grund zu dem meist mächtigen und dauerhaften Wurzelsystem der Coniferen gelegt. — Nach Austritt des Wurzelendes strecken sich auch die Cotyledonen, schieben ihre Basen und das dazwischen liegende Axenende hinaus, bleiben aber selbst noch so lange im Endosperm, bis dieses ausgesogen ist; bei Araucaria (Untergattung Colymbea) und bei Gingko bleibt das hypocotyle Axenglied kurz und die Cotyledonen im Samen stecken, bei den meisten Coniferen aber verlängert sich jenes endlich

gen 1851. — STRASBURGER, Die Coniferen und die Gnetaceen, Jena 1872. — STRASBURGER, Die Angiospermen und die Gymnospermen. Jena 1879. — In den beiden letztcitirten Schriften finden sich auch sehr vollständige Literaturangaben.

stark, macht dabei ein scharfes aufwärts gerichtetes Knie, welches den Boden durchbricht und endlich die Cotyledonen nachzieht; sobald diese am Tageslicht sind, streckt sich das hypocotyle Glied gerade, der Cotyledonarquirl breitet sich aus, und die schon unter der Erde ergrünten Blätter desselben fungiren nun als erste Laubblätter der Keimpflanze, deren Axenscheitel unterdessen eine Knospe mit neuen Blättern gebildet hat (Fig. 250).

2) Wachsthum und äußere Gliederung. Die Terminalknospe des Keimstengels wächst kräftiger fort als jeder der später auftretenden Seitensprosse. Sie erzeugt so als direkte Fortsetzung der Keimaxe den Hauptstamm, der niemals mit einer Blüthe abschließt, sondern am Gipfel unbegrenzt fortwächst, durch die Thätigkeit eines Cambiummantels sich entsprechend verdickt und so zu einem schlanken Kegel wird, der nicht selten 100, selbst 200 und mehr Fuß Höhe, bei 2—3, selbst 20 Fuß Durchmesser an seiner Basis erreicht. An dieser großartig entwickelten Keimaxe entstehen die Seitenaxen erster Ordnung, oft periodisch in gipfelständigen Rosetten (Scheinquirlen) oder unregelmäßiger vertheilt, um sich in ähnlicher Weise weiter zu verzweigen; im Allgemeinen zeigt jede relative Mutteraxe einen kräftigeren Wuchs als ihre Seitenaxen, die Gesammtform des Verzweigungssystems ist daher, so lange die Hauptaxe kräftig fortwächst, die einer Rispe von conischem oder pyramidalem Umriss. — Während bei den Cycadeen die Verzweigung fast ganz unterdrückt ist, beruht die eigenthümliche Tracht und Schönheit der Coniferen vorwiegend auf ihr, und dies um so mehr, als hier die Blätter mit wenigen Ausnahmen klein und unscheinbar sind, und so für den Gesammteindruck der Pflanze nur als Bekleidung der Verzweigungssysteme figuriren. — Die Verzweigung ist immer axillär, aber im Gegensatz zu den Angiospermen entstehen bei den Coniferen bei Weitem nicht in allen Blattaxeln Knospen: bei den Araucarien, Taxus- und Abiesarten u. a. bilden ausschließlich oder vorwiegend nur die letzten Blattaxeln eines Jahrestriebes Zweige, die sich dann kräftig fortbilden, bei Juniperus communis findet man zwar in den meisten Blattaxeln Knospen, von denen aber nur wenige sich entwickeln; bei Pinus silvestris und Verwandten bilden sich nur in den Axeln der schuppenförmigen Niederblätter, welche der Hauptstamm und die verholzten, dauernden Äste ausschließlich tragen, Sprosse, die aber sehr kurz bleiben (Kurztriebe) und je zwei-, drei oder mehr Laubblätter (Nadelbüschel) erzeugen, aus deren Axeln keine Seitensprosse hervorkommen; bei Larix, Cedrus, Gingko entspringen aus zahlreichen, aber bei Weitem nicht aus allen Laubblattaxeln Knospen, von denen einzelne sich kräftig verlängern und zur Fortbildung des Hauptgeästes dienen, andere (die Kurztriebe) aber sehr kurz bleiben und jährlich eine neue Blattrosette ohne Seitenknospen bilden: auch bei den Thujen und Cypressen, die sich durch eine sehr reichliche Verzweigung auszeichnen, ist doch die Zahl der kleinen Blätter viel größer als die der Axelsprosse. — Viele Coniferen zeigen eine sehr regel-

mäßige Stellung der zur Entwicklung kommenden Äste und Zweige, die zugleich durch ihre relativen Größenverhältnisse die Regelmäßigkeit des Ganzen erhöhen. An dem aufrechten dominirenden Hauptstamm entstehen die Zweige erster Ordnung oft in mehrgliedrigen Scheinquirlen, je einer am Schluss einer Vegetationsperiode, an denen sich dasselbe nicht selten wiederholt (Pinus silvestris, Araucaria brasiliensis, besonders auch Phylladus trichomanoides u. v. a.); häufiger tritt an den horizontalen Ästen erster Ordnung die Neigung zu bilateraler Auszweigung hervor (Abies pectinata), und nicht selten werden außer diesen kräftigen Ästen, welche das Hauptgerüst des Baumes aufbauen, noch kleinere zwischen hinein gebildet (Abies excelsa). In vielen Fällen ist Stellung und Wachsthum der Zweige unregelmäßiger, am meisten entfernen sich von jenem Typus aber die Cupressineen, zumal Cupressus, Thuja, Libocedrus, bei denen die schon am Hauptstamm hervortretende Neigung zu bilateraler Verzweigung[1]) an den Seitensprossen zu voller Geltung kommt; Zweigsysteme von 3—4 Sprossordnungen entwickeln sich in einer Ebene und zwar so, dass ein derartiges System einen bestimmten Gesammtumriss und ungefähr das Ansehen eines mehrfach gefiederten Blattes annimmt; bei Taxodium entstehen die Laubblätter zweireihig an dünnen, wenige Zoll langen Zweigen, welche bei T. distichum im Herbst sammt ihren Blättern abfallen, wodurch sie selbst gefiederten Blättern noch ähnlicher werden; Phyllocladus endlich erzeugt an allen quirlig gestellten Sprossen nur kleine farblose Schuppenblättchen, aus deren Axeln aber unterhalb der Terminalknospen Quirle von Sprossen mit begrenztem Wachsthum entspringen, die ihre bilateralen Seitensprosse in Form flacher, gelappter Laubblätter entwickeln. Diese Andeutungen, so dürftig sie auch sind, mögen genügen, auf diese der Beobachtung übrigens leicht zugänglichen Verhältnisse der Verzweigung aufmerksam zu machen.

Die Blätter sind (abgesehen von denen der Blüthen) an einer Pflanze entweder sämmtlich chlorophyllhaltige Laubblätter, wie bei Araucaria, Juniperus, Thuja u. a., oder sämmtlich farblose oder bräunliche Schuppen wie bei Phyllocladus, wo die Laubblätter durch blattähnliche Sprosse (Phyllocladen) ersetzt werden; oder endlich kommen häufig Schuppen und Laubblätter gleichzeitig vor, und zwar an denselben Sprossen wie bei Abies, wo die Schuppen nur als Knospenhüllen fungiren; oder beide Blattformen sind auf verschiedene Axen vertheilt, wie bei den ächten Kiefern, deren dauernde verholzende Sprosse nur häutige Schuppen, aus den Axeln derselben aber sterile kurze, später absterbende Laubsprosse erzeugen.

---

1) Auch bei vielen Abies- und Pinus-Arten tritt die Neigung zu bilateraler Ausbildung an den horizontalen Seitensprossen hervor, indem die spiralig gestellten Blätter derselben sich nach rechts und links überneigen und so zwei kammförmige Reihen bilden. Bei Abies pectinata geschieht dies vorzugsweise an beschatteten Zweigen (an im Schatten erwachsenen Exemplaren etc.), während an den kräftiger Beleuchtung ausgesetzten die Nadeln nicht rechtwinklig zum Lichteinfall stehen, sondern mehr oder weniger aufgerichtet sind.

Die Keimpflanzen der Kiefern besitzen auch an der Hauptaxe Laubblätter, einfache Nadeln, sehr bald aber tritt das eben erwähnte Verhältniss ein. — Die Laubblätter der Coniferen sind meist klein, mehr einfach geformt und kaum gegliedert; am kleinsten und zugleich am zahlreichsten sind sie bei den Cupressineen, wo sie die Zweigaxen dicht bedecken (Thuja, Cupressus u. a.); größer, an der Axe schärfer abgegliedert, schmal und verhältnissmäßig dick, meist prismatisch kantig (nadelförmig) sind sie bei den meisten Abietineen, Taxus, Juniperus; Mittelformen zwischen diesen Nadeln und den breitaufliegenden Blättern der Thujen sind bei Araucaria excelsa u. a. zu finden. Bei den Podocarpen und Dammara werden die Blätter schon breiter, flächig, und bei Gingko werden die gestielten, breiten, flachen Blätter sogar zweilappig mit tief eingebuchteter Spitze wie durch dichotomische Theilung. — Nicht selten, zumal bei den Cupressineen, sind die Laubblätter der verlängerten Keimaxe anders geformt als die derselben Axe in größerer Höhe und an den Seitensprossen: jene z. B. bei Thuja, Juniperus virginiana, Cupressus u. a. frei abstehend, nadelförmig, ziemlich groß, diese sehr klein, der Zweigaxe dicht anliegend; nicht selten treten diese Jugendblätter auch an einzelnen Zweigen erwachsener Pflanzen auf. — Die Sprossaxe ist innerhalb der Knospe mit Blattbasen so dicht besetzt, dass eine freie Oberfläche der Axe zwischen ihnen nicht zum Vorschein kommt; wenn nun bei der Entfaltung der Knospe die Axe sich auch beträchtlich streckt, so wachsen doch gewöhnlich die Blattbasen derart in Länge und Breite mit, dass sie auch des gestreckten Sprosses Oberfläche ganz bedecken, sie mit einer grünen Rinde bekleiden, an deren Felderung man die zu den einzelnen Blättern gehörigen Theile leicht erkennt; es tritt dies besonders deutlich bei den Araucarien, vielen Pinusarten, aber auch sonst sehr allgemein hervor; bei den Thujen, Cupressen, Libocedrus u. a. ist die Sprossaxe ebenfalls mit diesen Blattkissen vollständig bedeckt, die freien Theile der Blätter sind aber sehr klein und springen oft nur als kurze Spitzen oder Höcker hervor. — Die Blattstellung ist bei den Abietineen, Taxineen, Araucarien, Podocarpen u. a. spiralig; die Cupressineen bilden Quirle, die oberhalb der Cotyledonen meist drei- bis fünfzählig sind, höher an der Hauptaxe meist weniger Glieder enthalten, die Seitenaxen beginnen gewöhnlich sogleich mit decussirten Paaren, die bei bilateralen Sprossen abwechselnd kleiner und größer sind (Callitris, Libocedrus); bei Juniperus und Frenela sind die Quirle auch der Seitenaxen 3—5zählig und alternirend; die Blattpaare von Dammara kreuzen sich unter spitzem Winkel. — Die Laubblätter der meisten Coniferen sind sehr dauerhaft und können viele Jahre alt werden, indem ihre Blattkissen der Umfangszunahme der Axen lange Zeit folgen; bei Larix und Salisburya fallen die Blätter allein, bei Taxodium distichum sammt ihren Tragaxen im Herbst ab.

3) Die Blüthen der Coniferen sind immer diklinisch und zwar entweder monöcisch wie bei den Abietineen, Thuja, oder diöcisch wie bei

Taxus, den Araucarien, Juniperus communis; gewöhnlich sind die männlichen weit zahlreicher als die weiblichen. Sie sind niemals am Hauptstamm terminal, wodurch sie sich von denen der Cycadeen unterscheiden, selbst die größeren verholzenden Zweige tragen nur selten, wie bei Abies excelsa, terminale (hier nur weibliche) Blüthen; gewöhnlich sind es kleine Laubsprosse letzter Ordnung, welche die Blüthen terminal bilden, oder kräftigere Laubsprosse, aus deren Blattaxeln sie entstehen; bei Thuja z. B. treten männliche und weibliche Blüthen am Ende kleiner kurzer Laubsprosse der bilateralen Sprosssysteme auf, bei Taxus und Juniperus erscheinen sie dagegen in den Laubblattaxeln größerer Sprosse; bei Abies

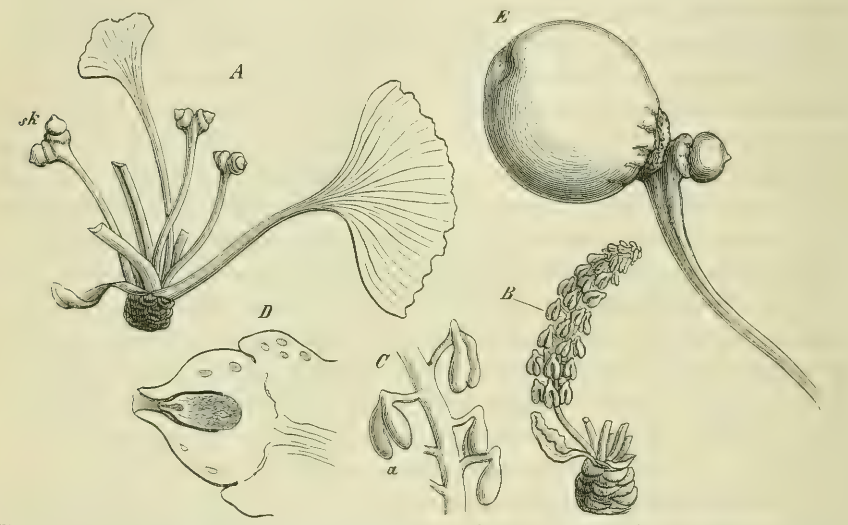


Fig. 251. Gingko biloba (nat. Gr.). *A* ein seitlicher kurzer Laubspross mit weibl. Blüthen, an deren nackten Axen die Makrosporangien (Samenknospen) *sk* sitzen; *B* eine männliche Blüthe; *C* ein Theil dieser vergrößert, *a* die Pollensäcke; *D* Längsschnitt einer Samenknospe von *A* vergrößert. — *E* ein reifer Same neben einem abortirten auf der Blüthenaxe.

pectinata erscheinen beide auf der Unterseite von Sprossen höherer Ordnung am Gipfel älterer Bäume, beide in den Axeln von Laubblättern, die weiblichen vereinzelt, die männlichen zahlreich; die männlichen Blüthen von Pinus silvestris und verwandten Arten treten an Stelle der kleinen Laubzweige (Blattbüschel) in den Axeln der Niederblätter fortwachsender Holztriebe auf, meist zahlreich, einen vom Mutterspross durchwachsenen Blüthenstand darstellend; die weiblichen stehen an Stelle einer der scheinbar quirlig an der Spitze der Triebe stehenden Knospen, aus denen die Seitenzweige (Langtriebe) hervorgehen, zu 1—4. Bei Gingko erscheinen die Blüthen ausschließlich an den seitlichen Kurztrieben, welche jährlich neue Blattrosetten bilden, in den Axeln der Laubblätter oder der inneren Knospenschuppen (Fig. 251 *A* und *B*).

Der unter den Geschlechtsorganen befindliche Theil der Blüthenaxe ist bei dem weiblichen Taxus, Juniperus, Pinus u. a. mit Schuppen- oder

Laubblättern dicht besetzt (Fig. 252, 253), bei den Abietineen, Gingko, dem männlichen Taxus, Podocarpus u. a. aber als nackter Stiel entwickelt (Fig. 251 *A*, *B*). Mit der Blüthe der Cycadeen theilt die der Coniferen die Eigenschaft, dass die Axe, auch wo sie mit Geschlechtsorganen besetzt ist, sich verlängert; sind diese zahlreich, so erscheint die ganze Blüthe lang zapfenförmig, äußerlich einem sogen. Blüthenkätzchen (Amentum) ähnlich, und von dem oberflächlichen Sprachgebrauch vieler Systematiker wird sie in der That so bezeichnet, obwohl das Amentum mancher Dicotylen eine Inflorescenz, das scheinbare Kätzchen der Coniferen eine einzelne Blüthe ist. — Während bei den Angiospermen der Blüthenspross gewöhnlich von vorn herein eine sehr eigenthümliche Ausbildung erfährt, das die Blüthentheile tragende Axenstück (der Blüthenboden) sehr kurz bleibt, sich verbreitert, die Blüthenblätter und Geschlechtsorgane in Stellungen auftreten, welche von denen der vegetativen Blätter meist weit abweichen, ist dagegen der Unterschied der Blüthe und eines vegetativen Sprosses bei den Coniferen weit geringer; es tritt dies besonders in den Stellungsverhältnissen der Blätter hervor: sind die der vegetativen Zweige spiralig geordnet, so sind es auch meist die der Blüthe, so z. B. bei den Abietineen; sind jene dagegen, wie bei den Cupressineen, in alternirenden Quirlen vorhanden, so stehen auch die Staubblätter und Fruchtblätter in alternirenden Quirlen; doch machen sich zuweilen auch größere Unterschiede in der Blattstellung des Blüthensprosses gegenüber den Laubsprossen bemerklich, wie bei Taxus.

Die männlichen Blüthen bestehen aus einer deutlich verlängerten, mit Staubblättern (Sporophyllen) besetzten Axe, die oben mit nacktem Scheitel endigt (Fig. 253 *A*), ganz ähnlich wie z. B. ein Sporangienstand von Selaginella oder Lycopodium. Die Staubblätter sind meist zarter und anders gefärbt als die Laubblätter und gewöhnlich in einen dünnen Stiel und eine schildförmige Lamina gegliedert, die auf ihrer Unterseite die Mikrosporangien (Pollensäcke) trägt, so z. B. bei Taxus, den Cupressineen, Abietineen (Fig. 252 *A B*, 253 *A*, *B*, 254 *A*); doch kann die flächige Ausbreitung am Ende des Stiels auch ganz fehlen, wie bei Gingko (Fig. 251 *C*), wo sie auf ein kleines Knötchen reducirt ist, an welchem die Pollensäcke hängen. — Dass die Träger der Pollensäcke bei den Coniferen unzweifelhaft metamorphosirte Blätter sind, geht nicht nur aus ihrer Form, sondern noch mehr aus ihren bereits angedeuteten Stellungsverhältnissen und der Entwicklungsgeschichte hervor. — Die Pollensäcke hängen meist mit schmaler Basis an der Unterseite ihres Trägers und sind unter sich nicht verwachsen; ihre Zahl ist immer viel geringer als bei den Cycadeen, aber viel variabler als bei den Angiospermen: bei Taxus baccata trägt der schildförmige Theil des Staubblattes 3—8, bei Juniperus communis und den meisten Cupressineen drei rundliche Pollensäcke (Fig. 252, 253); die von Abies, Pinus und Verwandten liegen zu je zwei parallel oder schief neben einander, rechts und links unter dem Schildchen am Träger hinlaufend, der hier dem Con-

nektiv der Angiospermen ähnlich ist; bei Araucaria und Dammara dagegen hängen die langen, wurstförmigen Pollensäcke in größerer Zahl frei herab.

Die Pollensäcke (Mikrosporangien) sind im Jugendzustand auf verschiedene Weise noch besonders geschützt. Bei Pinus, Abies etc. sind sie wie die Sporangien von Ophioglossum dem Gewebe des Sporophylls (Staubblatts) mehr oder weniger eingesenkt, bei Gingko haben sie eine dicke mehrschichtige Wand, bei Cupressus, Thuja, vielen Juniperusarten endlich sind sie durch eine besondere Wucherung auf der Unterseite des Staubblattes gedeckt[1]), die dann scheinbar eine Fortsetzung des Spreitentheils des Staubblattes bildet. Es ist diese Bildung ohne Zweifel analog dem Indusium der Farnsporangien und kann deshalb auch so bezeichnet werden. Eine — mutatis mutandis — ähnliche Bildung findet sich auch bei den Blättern, in deren Axeln die Makrosporangien stehen.

Was die Entwicklung der einzelnen Mikrosporangien (Pollensäcke) betrifft, so stimmt dieselbe, soweit sie untersucht ist, durchaus überein mit der der Sporangien z. B. von Lycopodium, d. h. das sporogene Gewebe geht hervor aus einem Archespor und ist umgeben von Tapetenzellen. Die Mikrosporen (Pollenkörner) entstehen durch Viertheilung der Mutterzellen.

Die gewöhnlich zarte Wand der Pollensäcke springt endlich der Länge nach auf und entlässt die Pollenkörner (Mikrosporen), die hier in außerordentlich großer Zahl erzeugt werden, da es meist darauf ankommt, dass sie durch den Wind auf die weiblichen Organe desselben oder eines anderen Baumes hingeweht werden. Die an die Mikropylenöffnung der Samenknospen zufällig anfliegenden Pollenkörner werden hier durch einen hervortretenden Tropfen von Flüssigkeit festgehalten, die um diese Zeit den Mikropylenkanal erfüllt, dann aber eintrocknet und dabei die aufgefangenen Pollenkörner bis auf den Nucellus (Knospenkern) hinabzieht, wo diese alsbald ihre Pollenschläuche in das gelockerte Gewebe desselben eintreiben. Bei den Taxineen, Cupressineen, Podocarpen genügt diese Einrichtung, da die Mikropylen frei nach außen ragen, bei den Abietineen, wo sie zwischen den Tragschuppen und Deckblättern mehr versteckt sind, bilden diese selbst zur Zeit der Verstäubung geeignete Kanäle und Rinnen, durch welche die Pollenkörner den safterfüllten Mikropylen zugeleitet werden (vergl. Strasburger l. c.). — Die große Zahl und Leichtigkeit der Pollenkörner begünstigt die Übertragung selbst auf beträchtliche Strecken durch den Wind; bei den ächten Kiefern und den Podocarpen wird ihre Flugfähigkeit noch durch blasige, hohle Auftreibungen der Exine unterstützt, die in Fig. 255 *IV*, *V* dargestellt wird.

Die rudimentäre Prothalliumbildung im Innern des Pollenkorns findet bei den Coniferen in ähnlicher Weise wie bei den Cycadeen statt (vgl. Fig. 249); sie erfolgt vor dem Verstäuben der Pollenkörner. Sehr einfach ist dieser Vorgang bei Taxus, Podocarpus, Cupressineen, Araucaria und den

---

1) S. Beiträge zur vergl. Entwicklungsgeschichte der Sporangien II. Bot. Zeit. 1881.

ächten Pinus-Arten, wo der Inhalt des Korns durch eine Querwand in eine große und eine kleine Zelle zerlegt wird, welch letztere sich nicht weiter verändert (Fig. 255); bei den übrigen Abietineen dagegen wölbt sich die



Fig. 252. Taxus baccata. *A* männliche Blüthe (vergr.) bei *a* die Pollensäcke; *B* ein Staubblatt von unten mit geöffneten Pollensäcken; *C* Stück eines Laubsprosses mit Laubblatt *b*, aus dessen Axel die weibliche Blüthe entspringt; *s* dessen Schuppenhülle, *sk* die Samenknospe; *D* Längsschnitt desselben, vergr.; *i* Integument, *kk* Kern der Samenknospe (Nucellus), bei *x* das abortirte Ende des Sprosses. *E* Längsschnitt durch eine weiter entwickelte Samenknospe vor der Befruchtung; *i* Integument, *kk* Nucellus, *e* Endosperm, *m* Arillus, *ss* Hüllblätter.

Fig. 253. Juniperus communis. *A* Längsschnitt der männlichen Blüthe: *B* ein Staubblatt von vorn und außen (die obere Figur) und eines von innen und hinten (die untere Figur) gesehen; *C* Längsschnitt der weiblichen Blüthe. — *a* die Pollensäcke, *s* die schildförmige Lamina des Staubblattes, *b* untere Blätter der Blüthenaxe, *c* Carpelle, *sk* Samenknospe, *kk* Nucellus, *i* das Integument (*A* und *C* etwa 12 mal vergr.).

Theilungswand in den Raum der Intine desselben (Fig. *I*, *II*, *III*); auch in dieser scheinbar unbedeutenden Thatsache macht sich wieder eine Ähnlichkeit mit anderen Mikrosporen und speciell mit denen der Marsiliaceen bemerklich, bei denen das aufquellende Endosporium ebenfalls aus dem Exospor hervortritt.

Der Bau der weiblichen Blüthen ist bei den verschiedenen Abtheilungen der Coniferen sehr verschieden, besonders ist die Stellung der Samenknospen (Makrosporangien) sehr variabel, ganz ähnlich, wie wir dies bei der vorhergehenden Abtheilung bezüglich der Sporangienstellung zu constatiren hatten: die Makrosporangien bilden nämlich bei Taxus den Ab-

schluss einer kleinen, beblätterten Axe, bei Gingko stehen sie in Mehrzahl auf einem eigenthümlichen Zweig, bei den Cupressineen auf einer Anschwellung in der Axel eines Schuppenblattes, bei den meisten andern Formen entweder direkt auf einem Blatte, oder auf einer, oft sehr eigen-



Fig. 254. Abies pectinata. *A* eine männliche Blüthe, *b* zarte Knospenschuppen, ein Perigon darstellend, *a* die Staubblätter; *B* ein Pollenkorn nach Schacht; *e* Exine desselben, welche die beiden großen blasigen Aufschwellungen *bl* bildet.

Fig. 255. *A* Pollen von Thuja orientalis vor dem Verstäuben; *I* frisch, *II*, *III* in Wasser liegend, wo die Exine *e* durch Quellung der Intine *i* abgestreift wird. *B* Pollen von Pinus Pinaster vor dem Verstäuben; *e* die Exine mit ihren blasigen Aufschwellungen *bl* (550).

thümlich ausgebildeten placentaren Bildung desselben. Bei Taxus z. B. bildet dann jedes einzelne Makrosporangium eine »weibliche Blüthe«, bei andern, z. B. den Pinusarten, haben die weiblichen Blüthen die bekannte Zapfenform, sie bestehen aus einer Anzahl von schuppenförmigen Blättern, die auf ihrer Ober- (Rücken-) seite ein oder mehrere Makrosporangien tragen.

Die einfachsten Formen der weiblichen Blüthen, die sich unmittelbar an die der oben beschriebenen männlichen »Kätzchen« und an die analogen Verhältnisse der meisten Gefäßkryptogamen anschließen, finden sich bei den Araucarien. Während aber die Mikrosporangien (Pollensäcke) auf der Unterseite des Sporophylls (»Staubblattes«) stehen, sind die Makrosporangien auf der Oberseite des sie tragenden Blattes inserirt. Den einfachsten Fall bietet die Gattung Dammara (Fig. 256 *I*). Die Schuppen des Zapfens tragen auf ihrer Oberseite ein Makrosporangium mit einem Integument (*J* Fig. 256), das ein oder zwei flügelartige Verbreiterungen zeigt (*fl* Fig. 256). Die Mikrophyle ist (*Mi* Fig. 256) der Zapfenaxe zugekehrt. Das Makrosporangium entspringt nach Dickson [1]) ursprünglich dicht an der Basis der Schuppe und wird erst durch intercalares Wachsthum des Basaltheiles

1) Transactions of the botanic. Society of Edinburgh 1861.

derselben weiter hinaufgerückt. Ganz ähnlich ist es bei der Gattung Araucaria selbst, nur dass hier der der Schuppe zugewendete Theil des Integumentes nicht frei ausgebildet ist, das Makrosporangium also nur an seiner Oberseite von einem Integumente überdeckt ist (Fig. 256, 3). Oberhalb des Makrosporangiums befindet sich hier ein Auswuchs der Zapfenschuppe

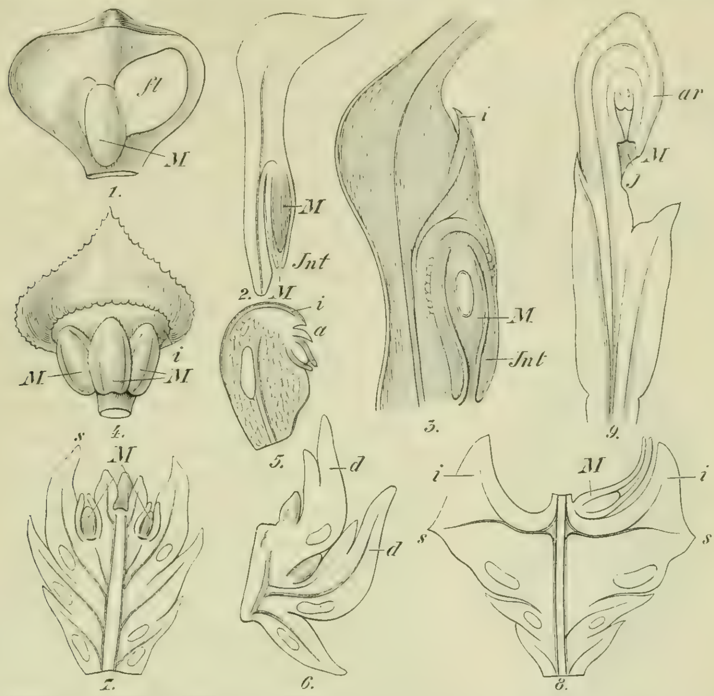


Fig. 256. Weibliche Coniferenblüthen nach EICHLER (1, 2, 4—8) und STRASBURGER (3). 1. Dammara australis ein Makrosporangien tragendes Blatt (Sporophyll) von der Innenseite, *M* das Makrosporangium (Samenknospe) mit geflügeltem (*fl*) Integument, wenig vergrößert. 2. Längsschnitt von 1. Int. Integument, die Mikropyle ist nach unten gekehrt (durch ein Versehen des Xylographen mit *M* statt mit *Mi* bezeichnet). 3. Längsschnitt durch eine Zapfenschuppe von Araucaria excelsa, *i* Auswuchs der Schuppe oberhalb des Makrosporangiums, Gefäßbündel treten in den Auswuchs. 4. Cunninghamia sinensis eine Zapfenschuppe mit drei Makrosporangien (Samenknospen) *M* von innen, *i* hautartiger Auswuchs der Schuppe oberhalb der Samenknospen. 5. Längsschnitt durch eine Zapfenschuppe von Mikrokrachys tetragona, *a* Arillus, die Samenknospe ist nahe der Spitze der Schuppe inserirt, *i* Auswuchs der letzteren, oberhalb derselben. 6. Cryptomeria japonica, Stück eines Längsschnittes durch einen jungen Zapfen. Die Samenknospen stehen in der Axel der Zapfenschuppen, welche oberhalb der ersteren einen Auswuchs bilden. 7. und 8. Cupressus Lawsoniana, 7. Längsschnitt durch einen jungen Zapfen, zwei (axilläre) Samenknospen sind getroffen, 8. Theil eines Längsschnittes durch eine halbreife Frucht; durch den auf der Innenfläche (Oberseite der Zapfenschuppe) entstandenen Auswuchs *i* ist die Spitze (*s*) der Zapfenschuppe auf die Außenseite gedrängt. 9. Podocarpus makrophylla, weibl. Blüthe im Längsschnitt, Samenknospe anatrop, *ar* Arillus.

(*i* Fig. 256), der bei Cunninghamia die Form eines schmalen, gezähnelten Hautrandes hat (Fig. 256, 4), der oberhalb der hier zu dreien vorhandenen Makrosporangien sich befindet. Es spielt dieser »ligulare« Auswuchs jedenfalls bei dem Schutze der Makrosporangien eine Rolle, ist also zu vergleichen mit dem indusienartigen Auswuchs der »Staubblätter der Cupressineen«, welcher die Mikrosporangien deckt. Bei Sciadopitys finden sich sieben bis acht Makrosporangien auf einer Schuppe, die statt des häutigen Saumes bei Cunninghamia einen dicken breiten Wulst besitzt.

Den Araucarieen lassen sich betreffs der Bildung ihrer weiblichen Blüthen die Taxodineen anschließen. Hier gewinnt aber der Auswuchs auf der Oberseite der makrosporangientragenden Schuppe schon eine bedeutend größere Entwicklung als bei den Araucarien, er gestaltet sich zu einer besondern, als Samen- (oder Frucht-) Schuppe bezeichneten Schuppe, die bei der Reife der Zapfen die Schuppe, aus der sie entspringt, an Größe bedeutend überragen kann. Letztere wird als Deckschuppe bezeichnet. Fig. 256, 6 zeigt einen Längsschnitt durch einen jungen Zapfen von Cryptomeria japonica, wo der dorsale Auswuchs der Zapfenschuppen (d. h. die Anlage der »Samenschuppen«) noch ziemlich klein ist, während beim reifen Zapfen die gezähnte Samenschuppe die Deckschuppe um mehr als das Doppelte übertrifft.

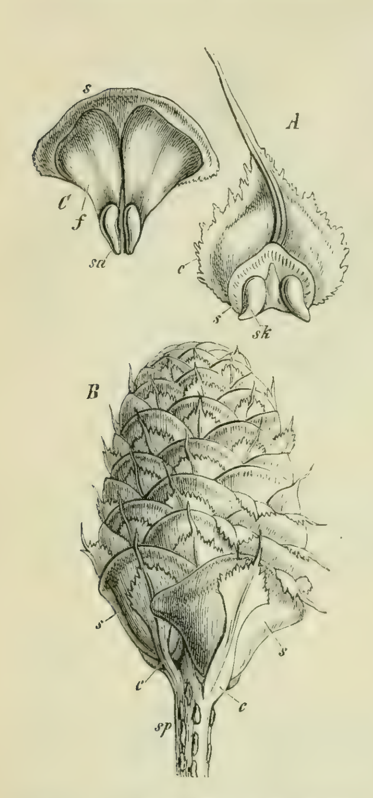


Fig. 257. Abies pectinata (nach SCHACHT); *A* ein von der weiblichen Blüthenaxe abgelöstes Blatt von oben gesehen, mit der samentragenden Schuppe *s*, an dieser die Samenknospen *sk* (vergr.); *B* oberer Theil der weiblichen Blüthe (des Zapfens) im ausgewachsenen Zustande; *sp* Spindel des Zapfens (Blüthenaxe), *c* Blätter derselben, *s* die sehr vergrößerten samentragenden Schuppen. — *C* eine reife samentragende Schuppe *s* mit den beiden Samen *sa* und ihren Flügeln *f* (verkleinert).

Bei den Abietineen sind die bekannten Zapfen (Tannenzapfen, Kieferzapfen) die weiblichen Blüthen (resp. Früchte). Der Zapfen ist ein metamorphosirter Spross, dessen Axe zahlreiche, dichtgedrängte, schraubig gestellte, verholzende Schuppen trägt, an denen die Samenknospen selten zu je einer, meist zu zweien, zuweilen zu mehreren entstehen. Bei den Abietineen im engeren Sinne (Abies, Picea, Larix, Cedrus, Pinus) sind die samentragenden Schuppen (Samenschuppen) (Fig. 257 *A*, *B*, *s*) scheinbar axilläre Gebilde in den Winkeln kleiner Blätter (*c*) der Zapfenschuppen, welche aus der Zapfenaxe entspringen; die Beobachtung sehr junger Zapfen von Abies pectinata zeigt aber, dass die samentragende Schuppe als eine Protuberanz des sogen. Deckblattes (der Zapfenschuppe) (*c*) selbst an dessen Basis entsteht, also nicht axillär ist (vgl. unten). Während dies später nur wenig oder gar nicht fortwächst, vergrößert sich diese seine Exkrescenz gewaltig und erzeugt auf ihrer Oberseite die beiden Samenknospen, die ihr mit der einen Seite angewachsen sind und ihre Mikropyle der Zapfenaxe zukehren; die samentragende Schuppe dieser Gattungen ist daher als eine mächtig entwickelte Placenta zu betrachten, welche aus einem an sich kleinen oder

selbst verkümmernden Fruchtblatt (Carpell *c* in Fig. 257) hervorwächst. Demnach ist der ganze Zapfen eine Blüthe mit zahlreichen, kleinen, offenen Carpellen (den sogen. Deckschuppen), die von ihren samentragenden Placenten (Samenschuppen) im Wachsthum weit überholt werden.

Die Entwicklung der Samenschuppen, welche bei Abies und Larix zur Reifezeit flach, bei Pinus an der Spitze verdickt sind, wurde von Strasburger (welcher dieselben für reducirte Sprösschen hält s. u.) bei Pinus Pumilio, der Legföhre, eingehend verfolgt. Die zum Blühen für das nächste Frühjahr bestimmten Zapfen werden bereits im Herbst des vorhergehenden Jahres eingelegt und nehmen die Stelle einer der an den Spitzen der Triebe scheinbar quirlig angeordneten Knospen (aus denen später Langtriebe hervorgehen) ein. An der Basis des Triebes bildet sich eine größere Anzahl steriler, großer Niederblätter, die auch am reifen Zapfen noch erkennbar sind. Die Samenschuppen treten in den Axeln der Deckschuppen auf (an ihrer Bildung betheiligen sich also auch Gewebe des Sporangienstands-Vegetationspunktes, sie hängen aber mit den Deckschuppen immer zusammen[1]) in Form eines abgeflachten queren Wulstes, an dem bald eine mittlere Erhöhung sichtbar wird, die später zu einem Stiele auswächst, welcher in der Fig. 257 *A* auf der Vorderseite der Samenschuppe zwischen den Makrosporangien sichtbar ist. Beiderseits von dieser Erhöhung schwellen die Kanten der jungen Samenschuppe an, und es entstehen auf denselben die Makrosporangien. Sie erscheinen als flache Höcker, die alsbald je von einem deutlichen zweilippigen Wall umgeben werden, der Anlage des Integumentes. Die Samenschuppe wächst nun vornehmlich weiter an ihrem oberen und äußeren Rande, so dass der Kiel auf der Innenfläche der Samenschuppe zu stehen kommt (Fig. 257), zum Theil trifft aber das Wachsthum auch noch die Region der Makrosporangieninsertion, so dass diese während ihrer Entwicklung vollständig umgelegt werden und zum Theil mit der Samenschuppe verwachsen (*sk* Fig. 257). Die Mikropylen der Makrosporangien (Samenknospen) sind also der Zapfenaxe zugekehrt. Die Samenschuppe erhält hier ein besonderes, von dem der Deckschuppe getrenntes Gefäßbündelsystem, während jene kleineren Auswüchse auf der Deckschuppe z. B. von Araucaria nur einen Ast von dem in die Schuppe eintretenden Bündel erhalten, ein Verhältniss, auf das unten noch zurückzukommen sein wird.

Bei den Cupressineen stehen die Makrosporangien auf einer kleinen Anschwellung in der Axel von Schuppen, die in zwei bis mehrgliedriger quirliger Stellung in verhältnissmäßig geringer Anzahl zu einem kleinen

1) Als Auswuchs der Deckschuppen können — wie Eichler will — die Samenschuppen in diesem Fall nicht betrachtet werden. Es ist aber nicht abzusehen, warum eine solche placentare Wucherung nicht auch in der Axel des Carpells (der Deckschuppe) entspringen sollte, ohne dass sie deshalb ein metamorphosirter Spross zu sein braucht.

Zäpfchen vereinigt sind. Eine Samenschuppe wie bei den Abietineen findet sich hier nicht; zur Blüthezeit sind die Zapfenschuppen von vegetativen Blättern nur wenig verschieden, nach der Befruchtung wachsen die Schuppen kräftig heran und erreichen eine beträchtliche Größe. Mit einander verwachsend hüllen sie die Samen ein und stellen so ein, bei den einzelnen Arten verschieden ausgebildetes, fleischiges oder trockenes Fruchtgehäuse dar.

Bei Biota orientalis wird der Zapfen von drei gekreuzten Schuppenpaaren gebildet, von denen nur die beiden untern fertil sind, während die obern keine Makrosporangien in ihren Axeln tragen. Die Zäpfchen nehmen die Enden kurzer gleichjähriger Seitenzweige ein, an denen die Deckblätter der Makrosporangien zur Zeit der Anlegung der letzteren schon vollständig ausgebildet sind. Die Makrosporangien treten auf einer schwachen axelständigen Anschwellung auf, in den untern Schuppen in Ein-, den obern in Zweizahl. Im nächsten Frühjahr fangen die Deckschuppen sammt der axillären Anschwellung dicht über der Insertion der Blüthen zu wachsen an, es bildet sich an der Basis der Deckschuppe ein bräunlicher Wall, welcher so bedeutend anschwillt, dass die Spitze der Zapfenschuppe bei der Reife unterhalb dieser, von der Schuppe mehr oder minder deutlich abgegrenzten Wucherung inserirt erscheint (Fig. 256, 7 und 8).

Die Zäpfchen von Juniperus communis (Fig. 253 *C*) werden von drei Fruchtschuppen gebildet, welche als dreigliedriger Wirtel unter dem nackten Axenende der Blüthe stehen. Diese entspringt als kleines Sprösschen aus einer Laubblattaxel. In der Axel jeder Samenschuppe steht ein Makrosporangium, allein nicht vor der Mitte derselben sondern an einer Seite, so dass die drei Makrosporangien (Samenknospen) mit den Fruchtschuppen scheinbar alterniren. Die Fruchtschuppen schwellen nach der Befruchtung an, werden unter sich verwachsend fleischig und bilden die Pulpa der blauen »Wachholderbeere«, in welcher die reifen Samen gänzlich eingeschlossen sind. Bei Juniperus Sabina ist das Fruchtgehäuse ebenfalls beerenartig, bei andern Cupressineen (Thuja, Cupressus, Callitris) dagegen verholzen die Deckschuppen mitsammt der nachträglich gebildeten Anschwellung und bilden sich in Form gestielter Schilder oder seitlich longitudinal zusammenschließender Klappen (Frenela) aus, die während der Samenentwicklung sich dicht an einander legen, später aber aus einander weichen, um die reifen Samen ausfallen zu lassen. Bei Juniperus Sabina und Callitris

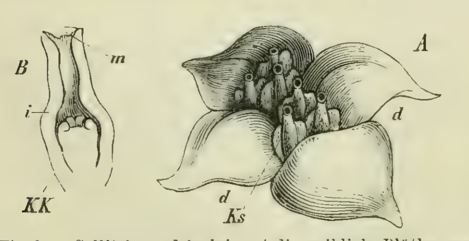


Fig. 258. Callitris quadrivalvis: *A* die weibliche Blüthe, vergrößert; *dd* zwei Paar decussirter Blätter (die Carpelle), in deren Axeln sechs Samenknospen *Ks* sitzen. — *B* eine der Samenknospen, senkrecht auf ihre breitere Seite längs durchschnitten; *KK* der Knospenkern, noch ohne Embryosack, *i* das röhrenförmig verlängerte Integument mit der Mikropyle *m*.

quadrivalvis (Fig. 258) sind nur zwei Paar gekreuzter Samenschuppen während der Blüthezeit sternförmig aus einander geschlagen, die Samenknospen (Makrosporangien) stehen bei J. Sabina zu zweien in den Axeln der untern Deckschuppen, rechts und links von deren Mediane, wo sie nur selten abortiren. Bei Callitris stehen in den Axeln der äußern Deckschuppen mehr als zwei, gewöhnlich drei Samenknospen (wie in Fig. 258), während das obere Paar entweder ganz steril ist, oder doch nur wenige Samenknospen zeigt. Bei Cupressus ist die Zahl der Samenknospen an der Basis der Deckschuppen eine noch beträchtlichere. Bei Arceuthos drupacea und Frenela verrucosa bestehen die Früchte (der Würzburger Sammlung) aus alternirend dreigliedrigen Quirlen von Deckschuppen, welche bei der letzteren Art nach der Samenreife wie eine sechsklappige Kapsel sich öffnen, jede Deckschuppe ist hier auf ihrer Innenseite zu einer von der Basis zur Spitze emporsteigenden dicken Placenta angeschwollen, welche zahlreiche, geflügelte Samen, je drei neben einander in einer Querreihe trägt; solcher Querreihen sind 4—6 an einem Carpell, dessen ganze Innenseite bis nahe zur Spitze hin also Samen trägt.

Auch bei der letzten Gruppe, der der Taxineen, finden sich sowohl blatt- als axenbürtige Makrosporangien (Samenknospen). Erstere in sehr auffallender Form z. B. bei der tasmanischen Gattung Mikrokrachys tetragona. Die Zapfenschuppen tragen das einzige Makrosporangium, das sie besitzen, so nahe am oberen Ende ihrer Innenseite (Fig. 256, 5), dass es zwischen den Schuppengipfeln hervorsteht; bei Dacrydium steht es auf der Mitte der Schuppe oder noch tiefer, es ist hier kein »Zapfen« mehr vorhanden, da die Schuppen nur in Ein- oder Zweizahl am Ende eines Zweiges stehen.

Bei beiden Gattungen wird das Makrosporangium bei der Samenreife außer von dem Integument noch von einer äußeren Hülle umgeben, die zur Blüthezeit noch kurz ist, nach der Befruchtung aber zu einer becherförmigen, fleischigen lebhaft gefärbten Hülle, dem Arillus heranwächst. Die Bildung desselben ist überhaupt für die Taxineen charakteristisch, sie fehlt aber bei Cephalotaxus und Gingko. — Bei der eigenthümlichen Gattung Podocarpus ist der Arillus schon zur Blüthezeit in Form eines äußeren, zweiten Integumentes vorhanden, das später auftritt als das eigentliche innere Integument. Bei Podocarpus dacryoides entspringt das umgewendete Ovulum auf der Innenfläche einer Schuppe (Fig. 256, 9) dicht unter ihrem Gipfel und ist mit derselben seiner ganzen Länge nach verwachsen.

Bei den übrigen Podocarpusarten ist die Stellung eine etwas andere, das Makrosporangium hat hier die Gestalt einer anatropen angiospermen Samenknospe (Fig. 256, 9) und ist mit dem Fruchtblatte nicht verwachsen. Die kleinen Blüthensprösschen stehen bei P. chinensis in Laubblattaxeln, bei P. chilina in der Axel sehr kleiner Schuppenblättchen am Ende gestreckter Laubtriebe. Sie bestehen aus einem unten dünnen, stielartigen, oben kantig angeschwollenen Axengebilde, welches drei Paar decus-

sirter, sehr kleiner Schüppchen trägt. Meist nur eine Schuppe des zweiten Paares ist fertil, d. h. trägt auf ihrer Innenfläche das anatrope Makrosporangium, dessen abwärts gekehrte Mikropyle dem verkümmerten Vegetationspunkt des Blüthensprösschens zugewendet ist. Die Blätter des letzteren verwachsen bei manchen Podocarpusarten mit einander zu einem fleischigen Körper, dem sogen. Receptaculum. — Bei Phyllocladus verwandeln sich die untern Seitenzweige der blattartig bilateral verzweigten Sprosssysteme in weibliche Blüthen, die sich auf einem Stiel erhebend oben keulig anschwellen. Sie tragen kleine alternirende, kahnförmige Schuppen, von denen nur die zwei bis vier unteren fertil sind d. h. je ein Makrosporangium in ihrer Axel tragen. Bei Gingko entspringen die weiblichen Blüthen aus den Niederblatt- oder Laubblattaxeln seitlicher Kurztriebe, die jährlich neue Blattrosetten (Fig. 251 *A*) hervorbringen. Die einzelne Blüthe besteht aus einer stielartig verlängerten Axe, die dicht unter ihrem Scheitel zwei seitliche Makrosporangien trägt, zuweilen über derselben noch ein zweites mit dem ersten alternirendes Paar, von dem aber eine regelmäßig zu verkümmern pflegt. — Cephalotaxus besitzt Blüthenstände die über einem basalen verlängerten Internodium vier bis acht decussirte Paare fertiler Deckschuppen besitzen. In der Axel einer jeden Deckschuppe sitzt ein nacktes rechts und links je ein Makrosporangium tragendes Sprösschen, die Blüthen sind hier also in ährenförmige Inflorescenzen angeordnet. Die Makrosporangien (Samenknospen) von Taxus stehen einzeln auf kleinen Sprösschen (Primansprösschen) Fig. 252 *D*, die in den Laubblattaxeln gestreckter Holztriebe entspringen und mit zwei Vorblättern und einer Anzahl sich deckender Schüppchen besetzt sind. Eines der obern dieser Schuppenblätter trägt eine Axelknospe, welche den Vegetationskegel des Primansprösschens zur Seite drängt und scheinbar die Axe desselben fortsetzt. Dieses Secundansprösschen trägt drei decussirte Schuppenpaare und endigt mit dem terminalen Makrosporangium (Samenknospe). Manchmal ist auch noch die nächsttiefere Schuppe des Primansprösschen fertil, d. h. trägt ein Makrosporangium in ihrer Axe, was bei der mit Taxus nahe verwandten Torreya nucifera regelmäßig der Fall ist. — Will man die Blüthenterminologie auch hier festhalten, so ist also bei Taxus und Torreya jedes einzelne Makrosporangium als Blüthe zu bezeichnen. Im Allgemeinen aber zeichnen sich die Taxineen dadurch aus, dass bei ihren Blüthen die Zapfenform, welche für die meisten andern Coniferen so charakteristisch ist, sich nicht findet, und dass die Samen mit den oben erwähnten Ausnahmen von einem Arillus umhüllt sind.

Die Makrosporangien (Samenknospen) der Coniferen haben nach dem Vorstehenden überall ein Integument und sind ursprünglich aufrecht, atrop, bleiben dies auch bei den Cupressineen, erfahren aber bei Podocarpus, den Abietineen etc. nachträgliche Lagen-Veränderungen. Im fertigen Zustand bestehen sie aus dem Sporangienkern Fig. 259 *Nu*, einer Gewebemasse unterhalb deren resp. in welcher das sporogene Gewebe sich befindet,

und den wir hier wie bei den Angiospermen mit Strasburger als Nucellus bezeichnen, und dem Integument (bezüglich des Arillus vgl. die Taxineen), das den Nucellus meist hoch überragend einen verhältnissmäßig weiten und langen Mikropylenkanal bildet, durch den die Pollenkörner (Mikrosporen) bis auf den zuweilen eingesenkten Scheitel des Nucellus gelangen (vergl. auch die »Pollenkammer« der Cycadeen). Durch seitliche Auswüchse des Integuments erscheint das Makrosporangium und später der Samen nicht selten geflügelt (Dammara Fig. 256 I. Callitris quadrivalvis Fig. 258, Frenela u. a.). Die flügelartigen Anhänge des Samens von Pinus und Abies dagegen entstehen durch Ablösung einer Gewebeplatte von der samentragenden Schuppe, die im Zusammenhang mit dem reifen Samen sich von dieser trennt.

Die oben beschriebene Bildung der weiblichen Blüthen der Coniferen ist bis in die neueste Zeit das Thema vielfacher Discussionen gewesen. Einerseits nämlich wurde das Integument als Fruchtknoten bezeichnet, hauptsächlich aus entwicklungsgeschichtlichen Gründen; es entsteht nämlich vielfach in Form von zwei gesonderten Höckern, was gegen die Integumentnatur zu sprechen, dagegen für auf einen, aus zwei Fruchtblättern zusammengesetzten Fruchtknoten hinzuweisen schien. Dann wäre jedes Makrosporangium als einzelne weibliche Blüthe zu bezeichnen. Allein schon die Verwandtschaft mit den nahe verwandten Cycadeen, wo an der Integumentnatur dieser Hülle kein Zweifel sein kann, spricht dagegen, auch findet die Bildung einer Narbe, wie sie für den Angiospermenfruchtknoten charakteristisch ist, hier nicht statt. Es ist denn auch diese Ansicht, nach welcher die Gymnospermen ihren Namen mit Unrecht führen würden (»Archispermen«), neuerdings von ihrem Hauptvertheidiger, von Strasburger, wieder aufgegeben worden. — Auch über das Verhältniss von Samenschuppe und Deckschuppe sind die Ansichten noch getheilt, es dürfte aber kaum einem Zweifel unterliegen, dass die oben vorgetragene (von Sachs wie erwähnt schon früher begründete) Anschauung sich den Thatsachen ohne allen Zwang und ohne Zuhilfenahme von Hypothesen anschmiegt. Strasburger betrachtet die Samenschuppe der Abietineen aus entwicklungsgeschichtlichen und anatomischen Gründen als ein Axengebilde, einen plattgedrückten Zweig, der zwei Samenknospen trägt. Anatomische Merkmale dürfen aber hier wie überall in morphologischen Fragen nicht als Kriterien benutzt werden, da sie immer nur ein secundäres Moment darstellen, und die entwicklungsgeschichtlichen Thatsachen vertragen sich ebensogut mit der oben vertretenen Anschauung. Bei den Cupressineen und Araucarieen nimmt dann Strassburger eine mehr oder minder vollständige Verwachsung der (seiner Ansicht nach auch hier vorhandenen) Samenschuppe mit der Deckschuppe an. Nun finden wir aber bei den Cupressineen einfach eine Wucherung auf der Oberseite der Schuppe, in deren Axeln die Makrosporangien stehen, nach der Befruchtung auftreten, eine Wucherung, die wir direkt vergleichen können mit der, welche, wie ich nachgewiesen habe, die Mikrosporangien auf der Unterseite der Staubblätter bedeckt. Dass diese umfangreiche Wucherung auch ein Gefäßbündelsystem erhält, ist von vornherein zu erwarten, da dies eine ganz allgemeine Regel ist, ein Grund, dieselbe als Samenschuppe zu bezeichnen, liegt also nicht vor. Bei den Araucarieen endlich könnte dies nur mit Zwang geschehen, während die Anschauung, dass das makrosporangientragende Blatt einfach ist, hier wie überall ein klares Bild der Thatsachen giebt.

Die Art und Weise, wie die Makrospore (der Embryosack) der Coniferen aus dem Archespor hervorgeht, ist in neuerer Zeit durch Strasburger's Untersuchungen bekannt geworden. Das Archespor ist bei den Abietineen

eine hypodermale Zelle, welche wie bei Isoëtes nach oben Schichtzellen abgiebt. Später erscheint das Archespor in das Gewebe des Makrosporangiums versenkt, da die Zellschichten des letzteren oberhalb des Archespors ein sehr lebhaftes, mit reichlichen Zelltheilungen verbundenes Wachsthum erfahren. Das Archespor theilt sich nun bei Larix (Fig. 260 *I*) in eine untere und eine obere Zelle, welch letztere abermals in zwei Zellen zerfällt. Die untere nicht mehr getheilte Zelle wird direkt zur Makrospore, ohne dass wie bei den übrigen Archegoniaten eine Viertheilung vorhergegangen wäre. Sie verdrängt die obern beiden Zellen, welche desorganisirt werden, und zugleich übt sie auch eine lösende und zerstörende Wirkung auf die umgebenden Zellen des Makrosporangiums aus, ganz ähnlich wie z. B. die Makrospore von Isoëtes. Die junge Makrospore liegt also auf diesem Stadium, welches bei den verschiedenen Gattungen zu verschiedener Zeit erreicht wird, frei inmitten der gelockerten Zellen des Makrosporangiengewebes. In anderen Fällen wie bei Cupressus sempervireus, Callitris quadrivalvis (Fig. 259) erfährt das Archespor weitergehende Zelltheilungen, es entwickelt sich aus ihm eine Zellgruppe, wie bei den Cycadeen, also ein sporogener Zellcomplex, dessen Zellen aber bis auf eine, aus der die Makrospore (Embryosack) hervorgeht, steril sind und von der heranwachsenden Makrospore verdrängt werden. Die Bildung des Prothalliums (Endosperms) erfolgt auch hier völlig innerhalb der Makrospore. Der Kern derselben theilt sich, und indem sich dieser Vorgang oft wiederholt, entstehen bald eine Anzahl freier Kerne, um welche sich Zellen bilden, bald schließen diese Zellen seitlich an einander, sie wachsen in radialer Richtung und theilen sich so, dass die Makrospore mit dem parenchymatischen Prothalliumgewebe erfüllt wird.

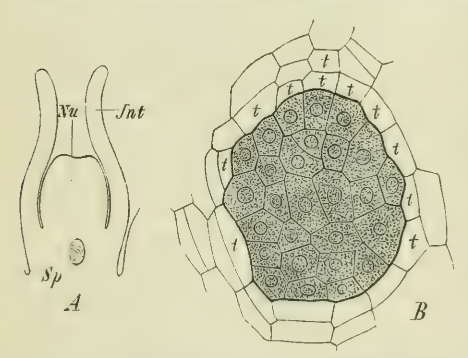


Fig. 259. Callitris quadrivalvis. Längsschnitt durch die Samenknospe, *A* schwach, *B* stark vergrößert. *Int* Integument, *Nu* Nucellus, *Sp* der sporogene Zellcomplex, dessen Zellen aber bis auf eine, die zur Makrospore (Embryosack) wird, seril sind. *B* zeigt die als *Sp* bezeichnete Partie von Fig. *A* in stärkerer Vergrößerung, *t* Tapetenzellen.

Am Scheitel der Makrospore werden aus einzelnen Oberflächenzellen des Prothalliums die Archegonien (früher Corpuscula genannt) angelegt, ganz in derselben Weise wie bei den übrigen höheren Archegoniaten. Die genannten Mutterzellen schwellen an, füllen sich stark mit Protoplasma und werden durch eine Querwand (parallel der Oberfläche der Makrospore) getheilt Fig. 260, *II*. Es entsteht so eine große innere Zelle, die Centralzelle des Archegoniums, und eine obere kleinere (*h* Fig. 260 *II*), der Makrospore anliegende, aus welcher der Halstheil des Archegoniums hervorgeht. Dieser bleibt bei Abies canadensis einfach, einzellig und verlängert sich beträchtlich,

der Umfangszunahme des übrigen Prothalliums entsprechend, gewöhnlich aber theilt sich die ursprüngliche Halszelle in mehrere Zellen, die entweder

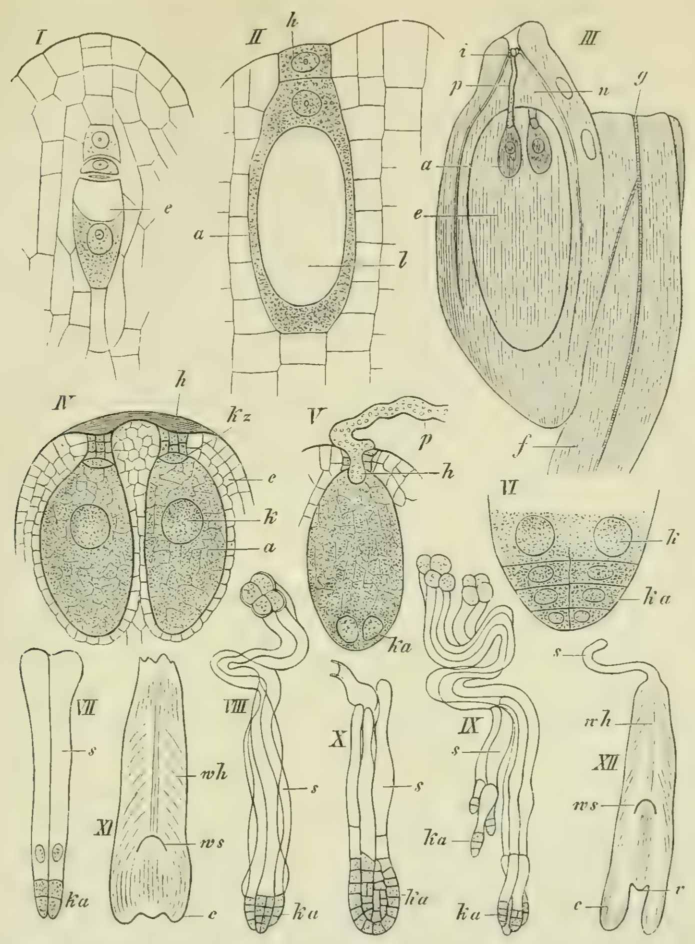


Fig. 260. Entwicklung des Embryosaks und der Archegonien, Befruchtung und Embryobildung bei Abietineen. *I* der Nucellarscheitel von Larix europaea, die Anlage des Embryosacks zeigend. Über dem Embryosack zwei seiner Schwesterzellen mit ihm zusammen aus einer Embryosackmutterzelle (d. h. dem Archespor) stammend. (Vergr. 430). *II* das junge Archegonium von Abies canadensis bald nach der Anlage der Halszelle (150). *III* Eine junge Samenknospe und ein Theil der Samenschuppe, der sie aufsitzt, von Abies canadensis. Längsschnitt. (12). *IV—VII* Picea vulgaris, *IV* Scheitel des Embryosacks mit zwei reifen Archegonien (40). *V* ein Archegonium kurz nach der Befruchtung, im hinteren Ende des Eies vier Zellkerne (nur 2 zu sehen) (50). *VI* Das hintere Ende des Eies mit drei Etagen von je vier Zellen und vier freien Kernen (*k*) über demselben (80). *VII—XII* Keimentwicklung bei Pinus Pumilio, *VII*, *VIII* und *X* 50mal, *IX* 30mal, *XI* 25mal, *XII* 12mal vergrößert. Es bedeutet: *e* der Embryosack (Makrospore), *a* das Archegonium, *h* der Archegoniumhals, *l* das Zelllumen, *i* das Integument, *p* der Pollenschlauch, *n* der Nucellus, *f* die Samenschuppe, *g* das Gefäßbündel, *kz* die Kanalzelle, *ka* die Keimanlage, *k* der Zellkern, *ws* die Wurzelspitze, *wh* die Wurzelhaube, *c* Cotyledonen, *v* Vegetationskegel des Stammes, *s* Suspensor (nach Handzeichnungen von Prof. STRASBURGER.)

nur in einer Fläche liegen, oder mehrere über einander liegende Etagen bilden, wie bei Picea excelsa und Pinus Pinaster. Von oben gesehen erscheinen die Halszellen als viertheilige oder, wie bei Picea excelsa, als achttheilige Rosette. Auch die Bildung einer Bauchkanalzelle findet statt, indem ein

kleiner Theil des Inhalts der großen Centralzelle unter dem Halstheil durch Theilung (nach vorausgegangener Kerntheilung) von dem übrigen (dem Ei) abgesondert wird. Bei den Abietineen findet dies kurz vor der Befruchtung, bei Juniperus virginiana u. a. erst nach Eintreffen des Pollenschlauches statt, wo die Kanalzelle sehr bald desorganisirt wird, und so leicht übersehen werden kann. — Wie bei den Cycadeen und anderen Archegoniaten im Umfang der Centralzelle die umgebenden Gewebezellen des Prothalliums sich durch weitere Theilungen zu einer die Centralzelle umgebenden Wandschicht ausbilden, so auch bei dem Archegoninm der Coniferen. Bei den Abietineen ist jedes Archegonium von dem nächstbenachbarten durch mindestens eine, oft durch viele Zellschichten getrennt. Die der Cupressineen dagegen berühren einander seitlich (Fig. 262), die Archegonien von Taxus (Fig. 261) sind sehr kurz, bei denen der Abietineen ist die Centralzelle lang gestreckt, bei den Cupressineen wird sie durch den Druck ihrer Nachbarzellen sogar kantig. — Die Zahl der auf dem Scheitel des Prothalliums gebildeten Archegonien ist sehr verschieden, bei den Abietineen nach Hofmeister und Strasburger 3—5, bei den Cupressineen 5—15 (nach Schacht selbst bis 30), bei Taxus baccata 5—8. Durch fortdauerndes Wachsthum des umliegenden Prothalliums bilden sich trichterartige Einbuchtungen desselben über den Archegonien, die bei manchen Abietineen nur flach, bei Pinus Pinaster, Pinus Strobus u. a. tief und eng sind; hier führt jeder Trichter nun auf einen Archegonienhals hinab; bei den Cupressineen (Callitris, Thuja, Juniperus), wo die Archegonien dicht auf einem Haufen liegen, wird dieser von dem Prothallium überwallt und so ein gemeinsamer Trichter gebildet, der noch von der Haut der Makrospore überspannt bleibt.

Befruchtung. Die Bestäubung der Makrosporangien erfolgt vor Anlage der Archegonien im Prothallium. Die auf dem Scheitel des Nucellus angelangten Pollenkörner (Mikrosporen) treiben den Pollenschlauch anfangs nur auf eine kurze Strecke in das Gewebe des Nucellus hinein, es folgt für sie nun eine Ruhezeit, bis sie nach vollendeter Ausbildung der Archegonien im Prothallium von Neuem zu wachsen beginnen, um diese zu erreichen. Bei Gingko biloba erfolgt die Befruchtung sogar erst im Oktober in den bereits abgefallenen reifen Samen, der Embryo entwickelt sich erst während der Wintermonate im Samen. Bei den übrigen Coniferen mit einjähriger Samenreife dauert diese Unterbrechung im Wachsthum der Pollenschläuche nur einige Wochen bis Monate, bei denen mit zweijähriger, wie Juniperus sibirica, J. communis, Pinus silvestris, P. Strobus, bis zum Juni des nächsten Jahres. Bei den Abietineen und Taxineen befruchtet ein Pollenschlauch nur je ein Archegonium, es dringen daher einige Pollenschläuche gleichzeitig zu diesen vor. Bei den Cupressineen dagegen genügt ein Pollenschlauch für die ganze Gruppe von Archegonien, die sich unter dem weiten Trichter des Prothalliums finden. Der Pollenschlauch füllt diesen ganz aus,

und legt sich breit auf die Halstheile der ganzen Archegoniengruppe. Schmale kurze Ausstülpungen des weiten Schlauches wachsen nun in die einzelnen Archegonien hinein, die Halszellen aus einander drängend und zerstörend, um endlich bis an die Eizelle zu gelangen. Ähnlich ist es bei den Abietineen und Taxineen, wo der erweiterte Schlauch sich verengend nur in einen Archegonienhals eintritt, um endlich bis in die Eizelle vorzudringen. Diese Ausstülpung des dickwandigen Pollenschlauches lässt an ihrer Spitze eine dünne Stelle (einen Tüpfel) erkennen, die offenbar den Übertritt der befruchtenden Substanz erleichtert, was wahrscheinlich noch durch einen von dem höher liegenden Gewebe auf die außerhalb des Archegoniums liegende Partie des Schlauchs geübten Druck unterstützt wird. — Die Vorgänge im Pollenschlauch selbst werden von Strasburger folgendermaßen geschildert: Die in Ein- oder Mehrzahl vorhandenen kleinen, vegetativen (Prothallium-) Zellen des Pollenkornes (der Mikrospore) betheiligen sich an der Bildung des Pollenschlauches nicht. Der Zellkern der großen Zelle aber wandert in die Pollenschlauchspitze. Wie speciell bei Juniperus virginiana constatirt werden konnte, theilt er sich dort, und um jeden der neuen Kerne findet Zellbildung statt, indem sich Plasma um denselben sammelt. Während die nach oben gelegene der beiden Primordialzellen sich gewöhnlich nicht weiter theilt, wiederholt die untere die Theilung ein- oder zweimal, und ihre Nachkommen nehmen, sich in einer Ebene ausbreitend, das untere Ende des Pollenschlauches ein. Der Kern der Eizelle, der an Größe und Inhalt zugenommen hat, rückt gegen die Mitte der Ei-

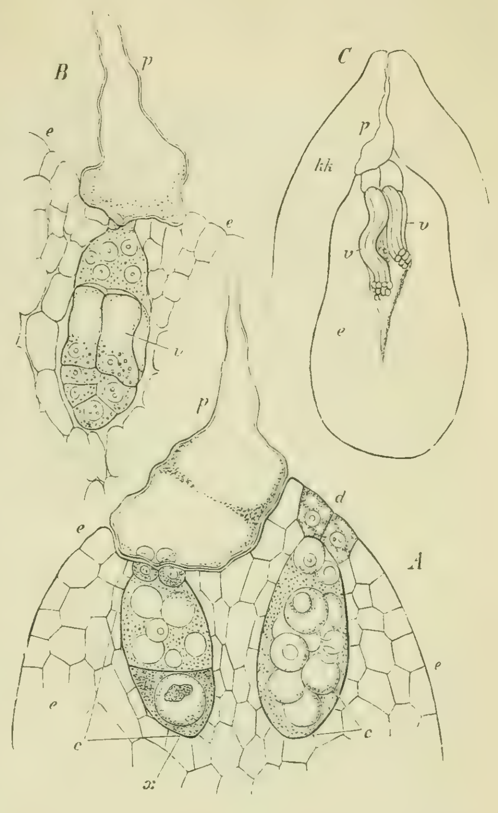


Fig. 261. Taxus canadensis (nach Hofmeister); *A* Längsschnitt durch das obere Ende des Prothalliums (Endosperms) *ee* und das untere Ende des Pollenschlauchs *p*; *c c* die Archegonien, *d* Halszellen derselben; das Archegonium links ist befruchtet (am 5. Juni, 300mal vergr.). — *B* Theil des Endosperms mit einem Archegonium, dessen Vorkeim *v* schon weiter entwickelt ist; *p* der Pollenschlauch (am 10. Juni, 200mal vergr.). — *C* Längsschnitt eines Nucellus am 15. Juni; *kk* Archegonien, *ee* Endosperm, *p* Pollenschlauch, *v v* zwei Vorkeime aus zwei Corpusculis hervorgegangen (50mal vergr.). In den Eizellen der Archegonien sind zahlreiche Vacuolen sichtbar, der Kern des Eies ist nicht gezeichnet.

zelle vor, während die Kanalzelle desorganisirt wird. Während der Befruchtung schwinden die kleinen Pollenschlauchkerne über den Archegonien, und die Substanz der ersteren muss auf irgend eine Weise in die letzteren übertreten. Man findet nämlich in den Eizellen der Archegonien

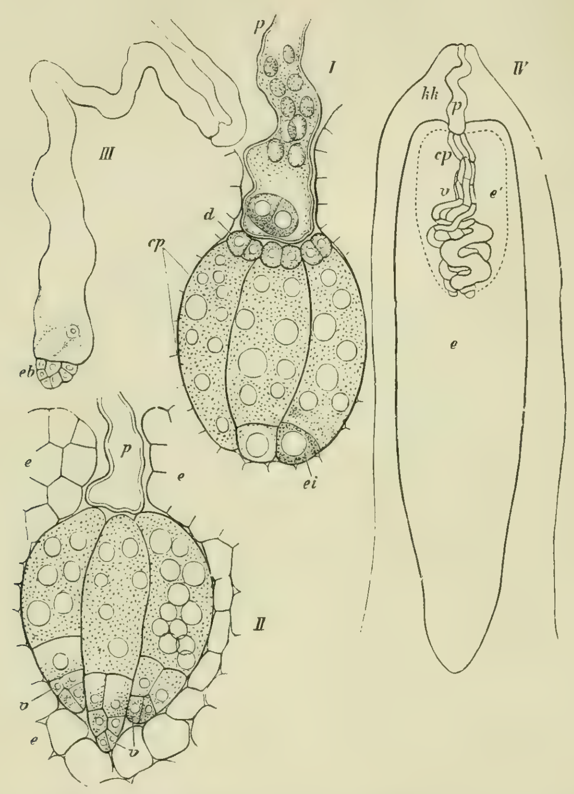


Fig. 262. Juniperus communis (nach Hofmeister). *I* drei Archegonien dicht neben einander (*cp*), bei zweien derselben ist die Eizelle befruchtet, *d* Halszellen, *p* Pollenschlauch (28. Juli, 300 mal vergr.). *II* ähnliches Präparat, *e e* das Prothallium (Endosperm), *v v* die Vorkeime; *III* unteres Ende einer der Längsreihen von Zellen eines Vorkeims mit der Embryoanlage *eb*. — *IV* Längsschnitt des Nucellus *kk*; *e* das Endosperm, *e'* aufgelockerte Region des Endosperms; *p* Pollenschlauch, *cp* die Archegonien, *v* die Vorkeime (Anfang August, 80 mal vergr.).

vor dem Pollenschlauchende einen sphärischen, zellenartigen Ballen, den Strasburger Spermakern genannt hat. Dieser Spermakern, welcher als der in das Ei übergetretene Pollenschlauchhals zu betrachten ist, bewegt sich gegen den Eikern zu und verschmilzt mit demselben. Auch hier also besteht die Befruchtung in der Vereinigung der Bestandtheile zweier Zellen, denn offenbar handelt es sich hier nicht nur um die Verschmelzung von zwei Kernen, vielmehr findet wohl auch eine Vereinigung des Pollenschlauchplasmas mit dem Eiplasma statt. Nach der Befruchtung wandert der aus der Verschmelzung des Spermakerns mit dem Eikern hervorgegangene Zellkern (»Keimkern«) in den dem Hals gegenüber

liegenden Theil des Eies (vgl. Fig. 260 *V*), und hier beginnt nun die Bildung des Vorkeims. Es grenzt sich der zum Vorkeim werdende, den Keimkern enthaltende kleine untere Theil der Eizelle (*ei* Fig. 262 *I*) entweder sofort gegen den oberen größern Theil ab, oder es geschieht dies erst, nachdem der Kern sich einigemal getheilt hat, und um die Tochterkerne sich Zellen gebildet haben.

Die Embryobildung zeigt bei den einzelnen Abtheilungen auffallende Verschiedenheiten. Gemeinsam ist jedoch die Erscheinung, dass gewisse Zellen des Vorkeims durch ihre sehr beträchtliche Streckung die an ihrem Scheitel sitzende Embryoanlage aus der Eizelle des Archegoniums hinausstoßen und so in das Prothallium hineinschieben, wo nun die weitere Entwicklung des Embryos vor sich geht.

Bei den Cupressineen zerfällt das untere Drittel der Centralzelle (Fig. 262 *II*) in drei über einander liegende Zellen, von denen bei Thuja occidentalis nur die beiden oberen (dem Archegonienhals zugekehrten) in je vier Zellen zerfallen, während die untere sich zur Scheitelzelle der Embryoanlage constituirt. Durch die Streckung der oberen, den Embryoträger bildenden Zellen wird die Embryoanlage aus dem Archegonium heraus in das Prothallium geschoben. Hier bildet also jedes Archegonium nur Einen Embryo, der anfangs mit zweischneidiger Scheitelzelle wächst, die sich aber bald verliert. — Bei Juniperus dagegen theilt sich auch die unterste der drei über einander liegenden Zellen durch gekreuzte Längswände in vier Zellen, welche durch die Streckung der obern hervorgeschoben werden, die vier Zellen aber runden sich ab, trennen sich von einander und jede trägt an ihrem Ende eine Embryoanlage; hier gehen also aus einem Archegonium vier solche hervor, von denen jedoch nur eine zum Keim sich ausbildet. — Anders ist schon die erste Entstehung des Embryos der Abietineen (vgl. Fig. 260 *VII—XII*): Der (aus Verschmelzung des Spermakerns mit dem Eikern hervorgegangene) Keimkern wandert auf den Grund der Eizelle, durch Theilung desselben entstehen zwei, dann vier Kerne, durch Plasmaanhäufung um dieselben bilden sich hier neben einander in einer Querebene liegend vier Zellen; diese theilen sich durch Querwände in drei über einander liegende Etagen: die Zellen der zweiten Etage wachsen zu sehr langen, vielfach gebogenen Schläuchen aus, während die der oberen als Rosette im Archegonium stecken bleiben; die vier Zellen der untersten Etage, welche durch jene Streckung in das Endosperm hinausgeschoben werden, theilen sich noch wiederholt und tragen so zur Verlängerung des Vorkeimfadens bei; dann trennen sich die vier Zellreihen des Vorkeims von einander, jede trägt eine Gipfelreihe, welche die Keimanlage so erzeugt, dass von vornherein die Existenz einer Scheitelzelle ausgeschlossen ist[1]. Es entstehen also auch bei den Abietineen aus einem Archegonium

---

1) Eine Ausnahme bildet Pinus Strobus, wo die Keimanlagen ein ähnliches Scheitel-

vier Keimanlagen; jedoch verhält sich Picea vulgaris in dieser Beziehung ähnlich wie Juniperus, indem die untere der drei primären Vorkeimzellen sich nicht spaltet und nur eine Keimanlage bildet. — Bei Taxus baccata besteht die Embryoanlage aus zwei oder drei Etagen, deren obere sich streckt und die Vorkeimschläuche bildet; die untere Etage besteht aus vier bis sechs Zellen, von denen jedoch schließlich nur eine die Keimanlage erzeugt; ein Auseinanderweichen der Schläuche findet nicht statt. — Bei Gingko, wo die Keimentwicklung erst nach dem Abfallen der Samenknospe vom Baume beginnt, theilt sich zunächst der Kern der Eizelle, und durch wiederholte Theilung des Tochterkernes entsteht eine größere Anzahl von frei im Protoplasma des Eis vertheilten Zellkernen. Wenn die definitive Anzahl derselben gebildet ist, umgeben sie sich mit Plasmastrahlen, es werden zwischen ihnen Zellwände gebildet, und das ganze Ei erscheint nun ausgefüllt von einem Gewebekörper, welcher den Embryo darstellt. In jedem Archegonium wird hier also nur Ein Embryo gebildet. Ein eigentlicher Embryoträger kommt hier nicht zur Ausbildung, er wird nur dadurch angedeutet, dass die dem Archegonienhals zugekehrten Zellen zu kurzen Zellen auswachsen. — Bei Cephalotaxus Fortunei und Araucaria brasiliensis wird, wie Strasburger neuerdings festgestellt hat, nicht der Scheitel der Embryoanlage zum Vegetationspunkt des Embryos, sondern derselbe bildet sich im Innern der Keimanlage, der ursprüngliche Scheitel dient nur als Bohr- und Schutzorgan und wird späterhin abgeworfen.

Demnach können bei den Coniferen aus einer Eizelle ein oder mehrere Embryonen hervorgehen, deren Zahl innerhalb eines Prothalliums (Endosperms) noch dadurch gesteigert wird, dass gleichzeitig mehrere Archegonien befruchtet werden: die Polyembryonie, die bei den Angiospermen nur selten auftritt, ist also bei den Coniferen (überhaupt den Gymnospermen) typisch; doch nur der Anlage nach, denn von den Embryoanlagen entwickelt sich gewöhnlich nur eine zu einem kräftigen Keim, der schon oben beschrieben wurde. Während seiner Ausbildung wächst auch das Endosperm noch kräftig fort, seine Zellen erfüllen sich mit Reservenahrung (Fett und Eiweißstoffen), der es umgebende Embryosack wächst mit und verdrängt endlich das Gewebe des Knospenkerns, während gleichzeitig das Gewebe des Integuments zur Samenschale erhärtet; bei Gingko bildet aber eine äußere mächtige Gewebeschicht derselben die pulpöse Umhüllung, durch welche der Same einer Pflaume (Drupa) ähnlich wird. Die Vorkeimschläuche verschwinden bei diesen Vorgängen gewöhnlich, sollen aber nach Schacht bei Larix erhalten bleiben.

Wie die Cycadeen unterscheiden sich auch die Coniferen von den Ge-

---

zellenwachsthum aufweisen, wie die der Cupressineen, ein Verhältniss, das übrigens nach den neueren Anschauungen über das Verhältniss von Wachsthum und Zellbildungen von keiner eingreifenden Bedeutung ist.

fäßkryptogamen wesentlich durch das Vorhandensein einer Hauptwurzel. In den jungen noch ungegliederten Keimanlagen unterscheidet sich der untere plasmareiche Theil, der eigentliche Embryo, auffällig von dem oberen, dem Embryoträger. Bei Thuja beginnt die Differenzirung der Wurzel, wenn der inhaltreiche Theil der Embryoanlage annähernd eine Länge von 0,4 mm erreicht hat. Sie erfolgt tief im Gewebe des Embryos, etwa 0,15 mm unter dem Scheitel desselben. Die Bildung der Wurzel wird durch tangentiale Theilungen in einer Lage halbkugelförmig angeordneter Zellen eingeleitet, die allseitig vom Gewebe der Embryoanlage umschlossen sind. Die Wurzelanlage ist demzufolge gleich von Anfang an gegen den Embryoträger hin von zahlreichen Zellschichten bedeckt. Ähnlich geht die Differenzirung der Wurzel auch bei andern Coniferen vor sich. — Unterhalb des Scheitels der Embryoanlage bilden sich die Cotyledonen, bezügl. derselben s. o.

Während der Samenreife erfahren auch die Träger der Samenknospe und die Carpelle weiteres Wachsthum und Consistenzveränderungen: bei Taxus umwächst ein später roth und pulpös werdender Samenmantel (Arillus) den reifenden Samen (Fig. 252 *Fm*), bei Podocarpus wird der schon vorher angelegte Arillus pulpös, bei Juniperus und Sabina sind es die verengerten Deckschuppen, welche sich zur blauen Wachholderbeere ausbilden, die die Samen einhüllt; bei den meisten anderen Cupressineen wachsen die Schuppen seitlich zusammenschließend heran und verholzen; dasselbe geschieht bei den Aranomialen und Cuninghamieen, (s. oben), während es bei Pinus, Abies, Cedrus, Larix die Placentarschuppen sind, welche nach der Befruchtung mächtig heranwachsend die Deckschuppen überwachsen und verholzend den reifen Zapfen bilden. In allen diesen Fällen (mit Ausnahme von Podocarpus, Gingko und Taxus) wird der reifende Same durch die Schuppen fest und eng eingeschlossen, er reift im Inneren der Frucht, dessen Theile sich erst nach vollendeter Reife wieder aus einander schlagen oder abfallen (wie bei Abies pectinata), um die Aussaat der Samen zu vermitteln.

Systematische Übersicht über die Coniferen.

I. Araucariaceen, mit vollkommener Zapfenbildung bei den weiblichen Blüthen; Zapfenschuppen entweder einfach oder mit basiler resp. axillärer Placenten-Wucherung (Samenschuppe) oder oberhalb der Samenknospeninsertion vor oder nach der Befruchtung mit Auswüchsen versehen.

1) Araucarieen. Zapfenschuppen spiralig gestellt, einfach (ohne Samenschuppen), die Samenknospen auf ihrer Basis tragend, die ersteren entweder frei (Dammara) oder angewachsen. Samenknospen bei den einzelnen Gattungen in verschiedener Zahl auf den Zapfenschuppen: bei Dammara und Araucaria eine, bei Cunninghamia drei, umgewendet. Oberhalb der Samenknospe auf dem Carpell (Sporophyll) entweder kein (Dammara) oder doch nur ein kleiner Auswuchs.

2) Taxodineen. Zapfenschuppen spiralig, die »Samenschuppe« ist als mehr oder minder deutlich abgegliederter Auswuchs der Deckschuppe vorhanden, bei Sequoia und Arthrotaxis sind die Samenknospen auf die Samenschuppe hinaufgerückt,

anfangs aufrecht, dann umgewendet. — Taxodium, Cryptomeria, Glyptostrobus, Sequoia, Athrotaxis, Widdringtonia.

3) Sciadopityeen. Zapfenschuppen spiralig, auf den Deckschuppen bildet sich ein Auswuchs (die Samenschuppe), der größer wird als die Deckschuppe. Samenknospen auf die Samenschuppe hinaufgerückt, zu 6—9, umgewendet, frei, — Sciadopitys.

4) Abietineen. Zapfenschuppen spiralig, in ihrer Axel bildet sich eine mächtig heranwachsende, Schuppenform annehmende Placenta, die Samenschuppe, auf welcher die Samenknospen zu zweien stehen. Abies, Larix, Picea u. s. w.

5) Cupressineen. Blüthen monöcisch oder diöcisch Zapfenschuppen in alternirenden, 2—3—4 gliedrigen Wirteln. Die Samenknospen entstehen auf einem schwachen, nicht zur Samenschuppe heranwachsenden placentaren Höcker in der Axel der Zapfenschuppen zu einer, zwei oder vielen, sie sind aufrecht, frei. Nach der Befruchtung bildet die Deckschuppe, das Carpell (Sporophyll), auf ihrer Oberseite oberhalb der Samenknospen eine mächtige Wucherung. Staubblätter vorn schildförmig (durch Indusienbildung auf ihrer Unterseite), Embryo mit 2, selten 3 oder 9 Cotyledonen. — Frenela, Thuja, Biota, Libocedrus, Chamaecyparis, Callitris, Juniperus, Cupressus, Fitzroja, Diselma, Actinostrobus.

II. Taxaceen. Zapfenbildung fehlend oder unvollkommen, Samenknospen theilweise terminal, Blüthen immer diöcisch. — Staubblätter verschieden geformt, 2, 3, 4 bis 8 hängende Pollensäcke tragend. — Der reife Samen meist von einem fleischigen Arillus umwachsen, oder mit fleischiger Außenschicht der Samenschale. Embryo mit 2 Cotyledonen.

1) Taxineen. Samenknospen mit bisweilen rudimentären Vorblättern. Taxus, Cephalotaxus, Torreya Gingko.

2) Podocarpeen. Samenknospen ohne Vorblätter, Phyllocladus, Dacydium Podocarpus, Mikrokrachys.

C. Die Gnetaceen [1].

Diese Abtheilung umfasst drei Gattungen von auffallend verschiedenem Habitus: die Ephedrae sind Sträucher ohne Laubblätter mit dünnen, langen, cylindrischen, grünrindigen Zweigen, an deren Gliederungen je zwei opponirte, winzig kleine Blättchen sitzen, die zu einer zweizähnigen Scheide verwachsen, und aus deren Axeln die Seitenzweige entspringen; bei Gnetum sind die Blätter ebenfalls opponirt an den gegliederten Axen, aber groß, gestielt, mit breiter, lanzettlicher Lamina und fiederiger Nervatur. Die auch sonst sehr merkwürdige Welwitschia mirabilis endlich besitzt überhaupt nur zwei Laubblätter (die sich mit den bald hinfälligen Cotyledonen kreuzen) von ungeheurer Größe; sie sind im Alter zerschlitzt und auf dem Boden hingestreckt; der Stamm bleibt kurz, ragt nur wenig aus der Erde, ist oben breit mit einer Furche über den Scheitel und geht rübenartig unten in die Pfahlwurzel über [2].

Die Blüthen der Gnetaceen sind eingeschlechtlich in diöcischen (Ephe-

1) Vgl. Strasburger's bei den Coniferen angeführte Schriften.

2) Weiteres über diese sonderbare Pflanze vgl. Flora 1863 pag. 459 und Bower, On the germination and Missob. of the sedling of Welwitschia mirabilis. Quart.-journ. of mikrosk. science 1881 p. 15 und 571.

dra) oder monöcischen Inflorescenzen; diese haben eine scharf umgrenzte Form und entspringen bei Ephedra und Gnetum aus den opponirten Blattaxeln. Die männliche Blüthe dieser Gattungen besteht aus einem zweitheiligen kleinen Perigon, in dessen Mitte ein stielartiger Träger hervorragt, der bei Gnetum oben zweitheilig ist und zwei zweifächerige Antheren, bei Ephedra deren eine größere Zahl in ein Köpfchen zusammengedrängt, trägt. Auch die weibliche Blüthe hat (nach EICHLER, Flora 1863, p. 463, 531) bei Gnetum wie bei Ephedra ein Perigon[1]), bei jener flaschenförmig, bei dieser dreitheilig; es umhüllt eine Samenknospe von centraler Stellung, die bei Ephedra ein, bei Gnetum zwei Integumente besitzt, deren inneres griffelartig verlängert ist. Im Pollenkorn von Ephedra wird ähnlich wie bei den Cupressineen eine kleine Zelle abgegliedert; das Prothallium der Makrospore (des Embryosacks) erzeugt 3—5 Archegonien mit gestreckter Centralzelle und sehr langem, durch Querwände gegliedertem Halstheil, an dessen Basis eine deutliche Bauchkanalzelle sichtbar wird (STRASBURGER). — Bei Gnetum besteht die aus der Laubblattaxel entspringende Inflorescenz aus einer gegliederten Axe mit verticillirten Blättern, in deren Axeln die Blüthen, männliche und weibliche, angehäuft sind. Die weiblichen Blüthen in den scheinbar androgynen Inflorescenzen sind aber nicht entwicklungsfähig, sie unterscheiden sich von entwicklungsfähigen Blüthen der weiblichen Inflorescenzen dadurch, dass sie nicht wie letztere drei, sondern nur zwei Hüllen haben, indem die mittlere verkümmert. — Die Inflorescenzen von Welwitschia mirabilis sind dichotomisch verzweigte Cymen von fast einem Fuß Höhe; sie entstehen oberhalb der Insertion der beiden mächtigen Blätter im Umkreis des breiten Stammscheitels. Die Zweige der Inflorescenzen sind stielrund, gegliedert, entspringen aus den Axeln der Hochblätter und tragen aufrechte, länglich cylindrische Zapfen; diese sind mit 70—90 breit eirunden, vierreihig dicht über einander stehenden Schuppenblättern besetzt, in deren Axeln die einzelnen Blüthen sitzen, männliche und weibliche auf verschiedene Zapfen vertheilt. Die männlichen Blüthen sind scheinbar hermaphrodit, besitzen ein Perigon von zwei Paar decussirten Blättchen; die unteren sind ganz frei, sichelförmig gekrümmt, spitz, die oberen breit spatelförmig und an der Basis in eine zusammengedrückte Röhre verwachsen. Innerhalb dieser Röhre finden sich sechs am Grunde monadelphisch verwachsene Staubgefäße mit cylindrischen Trägern und endständigen kugeligen, dreifächerigen Antheren, die über dem Scheitel mit einer dreischenkeligen Spalte aufspringen. Das Centrum der Blüthe nimmt eine einzige, aufrechte, orthotrope (atrope), mit breiter Basis

---

1) Von STRASBURGER wird dasselbe als äußeres einfaches Integument betrachtet, so dass also Ephedra zwei, Gnetum drei Integumente hätte. Wie man diese Hülle benennen will, scheint mir von keiner großen Bedeutung zu sein, die Analogie mit den übrigen Formen spricht aber für die STRASBURGER'sche Bezeichnung.

sitzende Samenknospe ein, ohne weitere Umhüllung als ein einfaches Integument, das in eine griffelähnliche Röhre mit scheibenförmig ausgebreitetem Rand ausgezogen ist; dem Knospenkern fehlt jedoch der Embryosack, er ist steril. — Bei den weiblichen Blüthen ist das Perigon schlauchförmig, stark zusammengedrückt, etwas geflügelt und ganz ungetheilt; jede Andeutung männlicher Organe fehlt; die Samenknospe (hier natürlich mit Embryosack) ist gänzlich vom Perigon umschlossen und von derselben äußeren Form wie die in der männlichen Blüthe, nur mit dem Unterschied, dass die ausgezogene Spitze des Integumentes bloß einfach geschlitzt, nicht aber tellerartig ausgebreitet ist. — Zur Reifezeit wird der Zapfen gegen zwei Zoll lang und scharlachroth; die Schuppen bleiben stehen, das Perigon vergrößert sich beträchtlich und wird breit geflügelt, seine Höhlung ist oben in einen feinen Kanal verengert, durch den die Spitze des Integuments hindurchgeht. Der Same, von derselben Form wie die unbefruchtete Samenknospe, enthält reichlich Endosperm, in welchem der dicotyle Embryo axil liegt; er ist an seinem Wurzelende dick und hier an dem sehr langen, schraubig gewundenen Embryoträger befestigt. — Die Anlage des Embryosacks (der Makrospore) findet in ganz gleicher Weise wie bei den Coniferen z. B. Larix statt, Gnetum Gnemon besitzt mehrere »Embryosackmutterzellen«. — Eigenthümliche Vorgänge finden bei der Keimbildung aus der Eizelle des befruchteten Archegoniums statt. Bei Ephedra (Fig. 263) theilt sich der Kern der befruchteten Eizelle zunächst in zwei freie Tochterkerne, durch fortgesetzte Zweitheilung derselben entstehen vier, dann acht Zellkerne. Nun

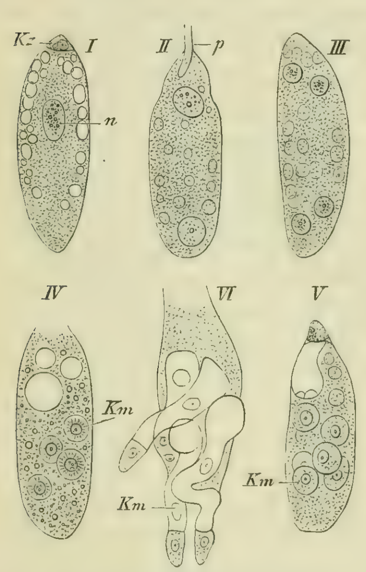


Fig. 263. Anfänge der Keimbildung von Ephedra altissima (vergr. etwa 30 mal). *I* Ei vor der Befruchtung mit nur einem Kern (*n*), dem Eikern. *II* Nach der Befruchtung, der Keimkern hat sich getheilt. *III* vier Kerne im Ei. *IV* Zellbildung um die Kerne. *V* Zellbildung vollendet. *VI* Auswachsen der Keimanlagen, sie haben an ihrer Spitze je eine kleine Zelle abgegliedert. *Kz* Kanalzelle, *n* Zellkern, *p* Pollenschlauch, *Km* Keimanlage (nach Handzeichnungen von Strasburger).

findet erst Zellbildung um diese freien Kerne statt, sie umgeben sich mit Plasma, das strahlig um die Kerne angeordnet ist und sich mit einer Zellmembran umgiebt. Jede der so gebildeten freien Keimzellen wächst zu einem Schlauche aus, der die Seitenwand des Archegoniums durchbricht und an seiner Spitze eine kleine, plasmareiche Zelle abgrenzt, aus welcher der Embryo hervorgeht; von den in Mehrzahl vorhandenen Embryoanlagen bringt es aber gewöhnlich nur eine zur vollständigen Entwicklung. — Es ist diese Art und Weise der Embryoentwicklung übrigens von der z. B. für Pinus oben geschilderten nicht so sehr abwei-

chend, wie es scheinen könnte; der Hauptunterschied ist der, dass bei Ephedra die aus der Theilung des Eikerns hervorgegangenen Kerne frei bleiben, während sie bei Pinus sehr bald zu Centren aneinanderschließender, im untern Theil des Eies gelegener Zellen werden, gelegentlich aber auch frei bleiben können (Strasburger a. a. O.). — Bei Welwitschia ist das Archegonium auf eine einzige, von einer Membran umgebene Zelle reducirt. Diese rudimentären Archegonien wachsen aus dem Embryosack zu 20—30 heraus und dringen in kanalartige Lücken des Knospenkernes (Nucellus) vor. Dort werden sie von den entgegenwachsenden Pollenschläuchen, die sich ihnen seitlich (unter Quellung der Archegonienmembran an der Berührungsstelle) anlegen, befruchtet. Nach der Befruchtung streckt sich das Ei sammt der es umgebenden Membran zu einem Schlauche, von dessen Ende eine zur Embryoanlage werdende Zelle abgegrenzt wird. Die hinteren Zellen der mehrzellig gewordenen Embryoanlage wachsen später ebenfalls zu langen Schläuchen aus, so dass der ins Prothallium hinabgeschobene Embryo in außerordentlich langen Embryonalschläuchen an seinem obern (Wurzel-) Ende ausgeht. Bei 2—8 befruchteten Archegonien kommt doch nur ein Embryo zur Ausbildung. Am hypocotylen Gliede desselben bildet sich ein Auswuchs, ein Saugorgan, das mit dem Endosperm in Berührung bleibt und dem jungen Embryo Nahrung aus demselben zuführt.

Anhang über die Gewebebildung der Gymnospermen.

Aus dem reichen Material, dass in de Bary's vergleichender Anatomie kritisch gesichtet geboten ist, mag hier nur Einzelnes, was zur Charakteristik dieser Abtheilung beiträgt, hervorgehoben sein.

Die Gefäßbündel verhalten sich im Allgemeinen wie die der Dicotylen: es ist ein System gemeinsamer Stränge vorhanden, deren absteigende Blattspuren im Stamm sich in einen Kreis ordnen, wo durch Interfascicularcambium ein geschlossener Cambiumring entsteht, der nun das dauernde Dickenwachsthum vermittelt; der aufsteigende Schenkel jeder Blattspur, der ins Blatt selbst ausbiegt, nimmt bei den Cycadeen mehr oder minder den Charakter eines geschlossenen Stranges an, während er im Blatt vieler Coniferen wenigstens das Ansehen eines offenen Stranges behält. — Außer den Blattspuren werden im Stamm der Coniferen und Ephedra keine (stammeigenen) Stränge erzeugt. Die Blattspurstränge steigen durch eine Anzahl Internodien hinab, und legen sich dann einseitswendig oder auch, indem sie sich in zwei Schenkel spalten, nach beiden Seiten hin an ältere, tiefere Blattspurstränge an (Fig. 264). — Die Blätter erhalten bei den Coniferen, mit Ausnahme von Gingko, nur einen Strang aus dem Stamm, der sich dann gewöhnlich in dem Blatt in zwei neben einander hinlaufende Hälften spaltet; sind die Blätter breiter, so spaltet sich der aus dem Stamme kommende Spurstrang schon an seiner Übertrittsstelle in mehrere in das Blatt eintretende Stränge (Dammara, breitblättrige Araucarien); bildet das Blatt eine flache, breite Lamina, wie bei Gingko, Dammara, so verzweigen sich die Stränge in dieser, ohne aber netzartige Anastomosen zu bilden; bei Gingko sind sie hier wiederholt dichotomisch verzweigt. Diese Stränge bilden bei den Coniferen in der Lamina meist keine hervortretenden Nerven, sie verlaufen vielmehr mitten im Blattgewebe. Bei Ephedra erhält jedes Blatt zwei, bei Gnetum (Gn. Thoa de Bary a.a. O.) 4—5 Bündel. In die mächtigen beiden Laubblätter von Welwitschia treten zahlreiche Bündel ein, deren parallele Verzweigungen in der mittleren Gewebeschicht

verlaufen. Auch in die großen gefiederten Blätter der Cycadeen treten zwei Stränge ein, die innerhalb der Stammrinde fast horizontal bogig verlaufen und im Blattstiel, wenn dieser dick ist, sich in zahlreiche starke Bündel spalten, die auf dem Querschnitt zierlich angeordnet sind (bei Cycas revoluta z. B. in Form eines umgekehrten Ω); sie verlaufen parallel in der Spindel des gefiederten Blattes und geben Zweige in die Blattfiedern ab, wo sie entweder in der mittleren Gewebeschicht parallel (Dioon) oder dichotomirend

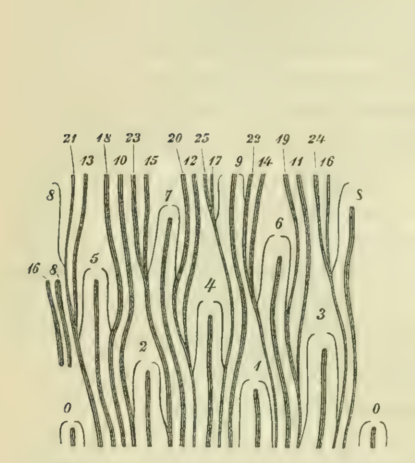


Fig. 264. Pinus silvestris (nach GEYLER). Schema des Strangverlaufs im jungen Spross in der eben gelegten Cylinderfläche. Blätter nach $^{8}/_{21}$ in rechtsumläufiger Spirale geordnet. Die Ziffern bezeichnen die als breite Streifen dargestellten Spurstränge nach ihrer Reihenfolge. Die paarig convergirenden, als dünne Striche gezeichneten Stränge neben den austretenden Blattspuren *o—g* gehen je zu einem Axillarspross. Die Spuren vereinigen sich je mit den acht unteren. (Aus DE BARY vgl. Anatomie.)

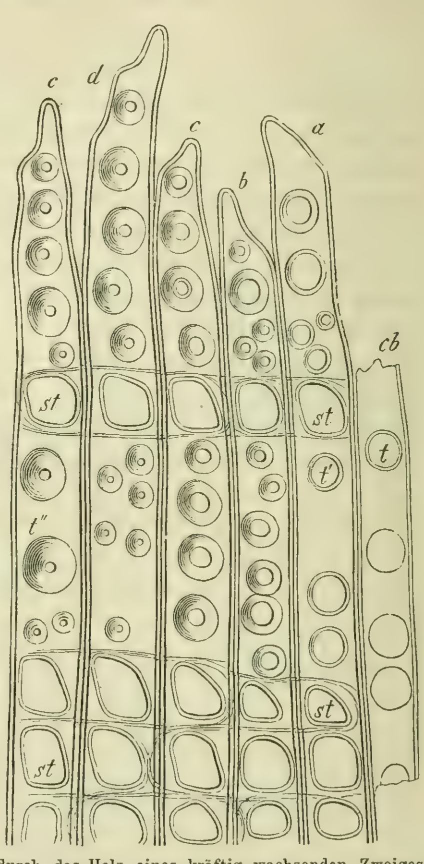


Fig. 265. Pinus silvestris, radialer Längsschnitt durch das Holz eines kräftig wachsenden Zweiges. *c* cambiale Holzzelle, *t t' t''* gehöfte Tüpfel der Holzzellen (Tracheiden) an Alter zunehmend, *st* große Tüpfel wo Markstrahlen an den Holzzellen liegen.

(Encephalartos) verlaufen, bei Cycas aber einen unten vorspringenden Mittelnerven bilden. Der Verlauf der Stränge im Blatt der Cycadeen zeigt demnach entschiedene Ähnlichkeit mit dem vieler Farne. (Vgl. pag. 351.)

Der Holzkörper des Stammes besteht aus den absteigenden, anfangs völlig isolirten Blattspuren, die aber bald durch Cambiumüberbrückungen der Markverbindungen zu einem geschlossenen Ring (Cylindermantel) verschmelzen. Der primäre Xylemtheil, die sogen. Markscheide, welche aus den Xylembündeln der einzelnen Blattspuren besteht, enthält bei allen Gymnospermen, so wie bei den Dicotylen, lange und enge Tracheïden mit ringförmigen oder spiraligen Verdickungsbändern, weiter nach außen treten netzförmig verdickte oder leiterförmige Tracheïden auf. Das secundäre, vom Cambiumring nach dem Aufhören des Längenwuchses erzeugte Holz besteht bei den Coniferen aus

langen, prosenchymatisch in einander geschobenen Tracheïden mit wenigen gehöften, großen Tüpfeln, die wenigstens im späteren Holz meist kreisrund sind; zwischen diesen Tracheïden und den Spiralgefäßen der Markscheide finden sich alle möglichen Übergangsformen. Das secundäre Holz der Coniferen unterscheidet sich von dem der Dicotylen auffallend dadurch, dass es nur aus dieser einen prosenchymatischen[1]) Zellform zusammengesetzt ist, dass ihm die weiten getüpfelten, kurzgliedrigen Gefäße fehlen, welche die dichte, engzellige Holzmasse der Dicotylen durchsetzen. Dagegen erinnert das Vorherrschen prosenchymatischer Tracheïden an die Gefäßkryptogamen, in deren Gefäßbündeln bei der überwiegenden Mehrzahl ebenfalls nur Tracheïden vorhanden sind. Gewöhnlich sind die gehöften Tüpfel der Coniferen nur auf der den Markstrahlen zugekehrten Wandfläche entwickelt, in einer oder zwei Reihen, bei Araucaria auch in mehreren und hier dicht gedrängt. — Wie die Gnetaceen sich in ihrem Blüthenbau und Habitus den Dicotylen annähern, so auch im Bau des secundären Holzes; bei Ephedra finden sich in diesem neben den gewöhnlichen Tracheïden im inneren Theil der Holzringe weite Gefäßröhren, deren Glieder aber durch schiefe Querwände getrennt, also noch prosenchymatisch und mit mehreren rundlichen Löchern durchbrochen sind; ihre Seitenwände zeigen gehöfte Tüpfel, wie die Tracheïden.

Bei Gnetum findet sich die (auch bei Cycadeen und einer Anzahl von Dicotylen) wiederkehrende Eigenthümlichkeit, dass das Dickenwachsthum des ersten Cambiumringes nach einiger Zeit erlischt und sich außerhalb desselben in der secundären Rinde eine neue Meristemzone bildet, in welcher sich mit Markstrahlen abwechselnde Holz- (nach innen gekehrte) und Baststränge nach außen differenziren. Da dieser Vorgang sich auch weiterhin wiederholt, so zeigt ein Querschnitt eines älteren Stammes oder Astes von Gnetum scandens z. B. mehrere concentrische Zuwachsringe, deren jeder aus einem Holz- und einem Bastring besteht.

Der Cycadeenstamm besitzt anfangs den für die Gymnospermen und Dicotylen typischen Bau d. h. einen aus dem primären Blattspurring hervorgehenden Holz-Bast- und Cambiumring, welcher die Außenrinde vom Marke trennt. In Mark und Rinde finden sich Gummi- und Schleimgänge. Der Gefäßtheil (Xylem) der Gefäßbündel besteht aus Tracheïden: die innersten erst entstandenen derselben sind wie bei den Coniferen spiralfaserig, die andern treppenförmig verdickt. — Die trachealen Elemente des secundären Holzes sind Tracheïden entweder aus mehreren Reihen quergezogener Hoftüpfel (Cycas, Encephalartos) oder mit treppenförmig-netzfaseriger Wand (Zamia, Encephalos). Zamia Dioon, Stangeria behalten diesen Bau, das primäre Bündelnetz und den normalen Zuwachsring zeitlebens. Bei Cycas und Encephalartos aber ist wie bei Gnetum das Wachsthum derselben ein begrenztes, an der Außengrenze der Bastschicht bildet sich ein neuer Zuwachsring und dieser Vorgang wiederholt sich, so dass alte Cycasstämme 6—8 successive Zuwachsringe besitzen. Außerdem besitzt Cycas noch ein rindenständiges, Encephalartos ein markständiges Strangsystem (vgl. de Bary a. a. O. pag. 630).

Die auch sonst so abweichende Gnetacee Welwitschia besitzt auch anomale anatomische Verhältnisse, bezüglich welcher auf de Bary's Anatomie pag. 631 ff. verwiesen sein mag.

Die Markstrahlen des secundären Holzkörpers sind bei den Coniferen sehr schmal, oft nur eine Zelle breit; ihre Zellen sind stark verholzt und mit geschlossenen Tüpfeln den benachbarten Tracheïden angelagert. Bei den Cycadeen sind die Markstrahlen breiter, und ihr Gewebe gleicht mehr dem Parenchym des Markes und der Rinde; vermöge ihrer Zahl und Breite erscheint der ganze Holzkörper locker, seine prosenchymatischen Elemente auf dem Tangentialschnitt stark hin und her gebogen. Der Siebröhrentheil der Gefäßbündelmassen der Gymnospermen ist dem der Dicotylen ähnlich; er ist meist

---

1) Holzparenchym wird nicht oder in geringer Menge gebildet.

aus ächten, stark verdickten Bastfasern, Cambiform, Siebröhren und parenchymatischen Elementen zusammengesetzt, die bei den Coniferen in wechsellagernden Schichten gebildet werden. Im Allgemeinen herrscht der Weichbast vor.

Das Grundgewebe im Stamm der Gymnospermen wird durch den Holzring in Mark und in primäre Rinde geschieden. Beide sind bei den Cycadeen sehr mächtig entwickelt, zumal das Mark, und bestehen aus ächtem Parenchym, während der Holzkörper an Masse sehr zurücktritt. Auch bei Welwitschia scheinen die parenchymatischen Gewebe vorzuwiegen, ihre überwiegende Masse dürfte aber aus einem äußeren Meristemmantel des Stammes entstehen. Bei dieser so merkwürdigen Pflanze findet sich in allen Organen eine große Zahl der sogen. Spicularzellen zerstreut; sie sind spindelförmig oder verzweigt, sehr verdickt, in ihrer Zellhaut sind zahlreiche schön ausgebildete Krystalle dicht neben einander eingebettet. Ähnliche Gebilde fehlen auch den Coniferen nicht.

Das parenchymatische Grundgewebe der Coniferen tritt mit zunehmendem Alter des Stammes (und der Wurzel) sehr zurück; mit Ausnahme des hier dünnen Markes besteht der Stamm schließlich ganz aus den Produkten des Cambiumringes, da die primäre Rinde, später sogar die äußeren, immer nachwachsenden Schichten der secundären Rinde zur Borkebildung verbraucht werden. Bei den Cycadeen, deren Dickenwachsthum unbedeutend ist, tritt auch die Korkbildung sehr zurück, bei Welwitschia scheint sie (Flora 1863, p. 475) ganz zu fehlen (?).

Saftführende Intercellulargänge sind bei den Gymnospermen sehr verbreitet; sie sind ausgekleidet von Sekret absondernden Epithelzellen. Bei den Cycadeen durchziehen sie alle Organe in großer Zahl und enthalten Gummi, welches auf Querschnitten in dicken zähen Tropfen ausquillt; bei den Coniferen dagegen enthalten sie Terpentinöl und Harz; sie finden sich hier im Mark des Stammes, im ganzen Holzkörper und in der primären und secundären Rinde, sowie auch in den Blättern verbreitet, immer der Längsrichtung der Organe folgend, gleich den Gummigängen der Cycadeen; bei vielen Coniferen mit kurzen Blättern finden sich in diesen aber auch rundliche Harzdrüsen (Callitris, Thuja, Cupressus, nach THOMAS); bei Taxus fehlen die Harzgänge gänzlich[1]).

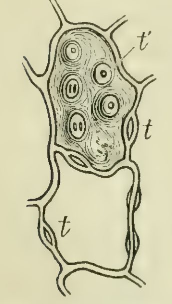


Fig. 266. Pinus pinaster; zwei Zellen des farblosen Parenchyms in der Umgebung des Gefäßbündels des Blattes; bei *t t* die tüpfelähnlichen Bildungen im Durchschnitt, bei *t'* von der Fläche aus gesehen.

Die Laubblätter der Cycadeen und Coniferen sind mit einer meist stark cuticularisirten derben Epidermis überzogen, in der sich zahlreiche Spaltöffnungen mit je zwei Schließzellen finden. Bei den ersteren sind sie mehr oder weniger tief eingesenkt, nur auf der Unterseite der Lamina vorhanden und hier entweder ordnungslos zerstreut oder reihenweise zwischen den Nerven angeordnet (KRAUS). — Die Schließzellen liegen auch bei den Coniferenblättern nach HILDEBRANDT (Bot. Zeitg. 1869, p. 149) immer in die Epidermis eingesenkt, es ist somit immer ein Vorhof der Spaltöffnung vorhanden. Die Spaltöffnungen sind bei den Coniferen entweder auf beiden oder nur auf einer Seite des Blattes entwickelt; ist dieses breit (Dammara, Gingko), so sind sie ordnungslos zerstreut, sind die Blätter nadelförmig, so liegen sie meist in Längsreihen; auch auf den großen Blättern der Welwitschia sind sie reihenweise geordnet. — Ihre derbe Beschaffenheit verdanken die Cycadeen- und Coniferenblätter einer oft mächtig entwickelten Hypodermschicht, die aus stark verdickten, häufig langen, faserartigen, der Oberfläche parallel liegenden Zellen besteht; im Blatt von Welwitschia besteht dieses Hypo-

1) Ausführlicheres in DE BARY's vgl. Anatomie pag. 210 ff.

derma aus lockerem, saftigem, von Faserbündeln durchzogenem Gewebe (Flora 1863, p. 490), welches durch eine Masse von Spicularzellen Festigkeit gewinnt. — Das Chlorophyllgewebe der Blätter liegt unter diesen Schichten und ist bei den Cycadeen- und breiteren Coniferenblättern auf der Oberseite als sogen. Pallisadengewebe entwickelt, d. h. seine Zellen sind senkrecht zur Blattfläche verlängert und dicht gedrängt; bei den Gattungen Pinus, Larix, Cedrus zeigen die chlorophyllhaltigen Zellen Einfaltungen der Haut. — Die mittlere Schicht des Blattgewebes, in welcher auch die Gefäßbündel verlaufen, ist bei den Gymnospermen gewöhnlich eigenthümlich ausgebildet; bei den Cycadeen und Podocarpeen besteht sie aus quer zur Blattaxe und zu den Strängen gestreckten, den Blattflächen parallelen Zellen, die große Intercellularräume übrig lassen (Querparenchym, Thomas; Transfusionsgewebe, Mohl); in den Nadeln der Abietineen wird das gespaltene Gefäßbündel von einem farblosen Gewebe umhüllt, welches gegen das umgebende Chlorophyllgewebe scharf abgegrenzt ist. Es ist parenchymatisch und durch die zahlreichen eigenthümlichen tüpfelähnlichen Bildungen ausgezeichnet (Fig. 266. Ausführlicheres darüber bei Mohl, Bot. Zeitg. 1871, Nr. 1—2. Zimmermann, Flora 1879).

Anhang: Die Cordaiten. Die Cordaiten gehören einem in der Steinkohlenperiode verbreiteten Typus an, der weder mit den Cycadeen noch den Coniferen oder Gnetaceen nach dem bis jetzt Bekannten[1]) vereinigt werden kann. Grand 'Eury bezeichnet sie als Bäume von 30—40 M. Höhe, die nur in ihrem oberen Theile verzweigt waren, mit Blättern, deren Länge 20 cm. bis einen m. betrug; dieselben sind einfach, unverzweigt, 15—20 cm. breit.

Die männlichen Blüthen standen in Zäpfchen, die extraaxillar an den Stamm inserirt sind. Sie bestehen aus spiralig angeordneten sterilen und fertilen Blättern, letztere etwas schmäler als die ersteren, tragen an ihrem Gipfel 3 oder 4 Mikrosporangien (Pollensäcke), die aber nicht wie bei Gingko herabhängen, sondern aufrecht in der Verlängerung der Blattebene stehen. — Die Makrosporangien besitzen zwei Integumente und eine »Pollenkammer« am Ende ihres Nucellus (vgl. die Cycadeen). Die Makrosporangien waren auf langen Stielen inserirt, die in Mehrzahl als Äste eines Axillarsprosses aus der Axel eines Deckblattes entsprangen und an ihrer Basis von einer Anzahl Blättchen umgeben waren, ein Verhalten, das an die weiblichen Blüthen einiger Taxineen erinnert; es waren diese Partialinflorescenzen, wie es scheint, zu einer ährenförmigen Gesammtinflorescenz vereinigt. — Der anatomische Bau des Stammes und Blattes der Cordaiten dagegen zeigt vielfach Übereinstimmung mit den entsprechenden Verhältnissen bei den Coniferen.

Ob auch die eigenthümlichen, früher vielfach zu den Gefäßkryptogamen gerechneten Sigillarien hierher gehören, wird hoffentlich die Entdeckung ihrer derzeit nicht bekannten Fruktifikationsorgane lehren.

II. Die Angiospermen[2]).

Die Angiospermen haben mit den Gymnospermen das Merkmal der Samenbildung gemeinsam, sie unterscheiden sich aber von denselben dadurch, dass ihre Samenknospen im Innern eines Gehäuses, des Frucht-

---

1) S. die Darstellung bei Renault, Cours de Botanique fossile Ie année Paris 1881.
2) Von ἀγγεῖον Behälter (Fruchtknoten) und σπέρμα der Same.

knotens, entstehen und ferner durch die Entwicklungsvorgänge innerhalb des Embryosacks (der Makrospore). Es bildet sich hier nicht wie bei den Gymnospermen vor der Befruchtung ein Prothallium, welches an seinem Scheitel einige Archegonien trägt, sondern am Scheitel des Embryosacks liegen zur Zeit der Befruchtung drei nackte Zellen, von denen die eine das Ei darstellt; in der Mitte des Embryosacks liegt der Embryosackkern, dessen Theilung nach der Befruchtung die Bildung eines Gewebes einleitet, welches als Endosperm den Embryosack mehr oder weniger vollständig ausfüllt. Die Entwicklung der Pollenkörner, der Mikrosporen, dagegen stimmt im Wesentlichen mit der bei den Gymnospermen stattfindenden überein. Zugleich treten aber auch im ganzen Aufbau dieser Pflanzen Eigenheiten hervor, welche sie von den anderen Gefäßpflanzen vielfach unterscheiden, und dies gilt besonders von der Blüthen- und Fruchtbildung, in der die sonst üblichen morphologischen Verhältnisse so eigenthümliche Combinationen und Abänderungen erfahren, dass eine ausführlichere Darstellung derselben der speciellen Charakteristik der beiden Klassen vorausgehen muss.

Die Blüthe im Ganzen[1]). Die Angiospermenblüthe ist nur selten in dem Sinne terminal, dass schon der aus der Keimaxe sich entwickelnde Hauptstamm mit einer Blüthe abschließt, die Pflanze also einaxig ist; in diesem Falle pflegt dann eine sympodiale (cymöse) Infloreseenz sich zu entwickeln, indem unterhalb der ersten Blüthe neue Sprosse mit Endblüthen hervortreten; häufiger sind es aber erst Sprosse der zweiten, dritten oder höheren Generation, die mit einer Blüthe endigen, so dass die Pflanze in dieser Beziehung als zwei-, drei- oder mehraxige bezeichnet werden kann.

Während bei den Gymnospermen die Blüthen typisch getrennten Geschlechts (diklinisch) sind, herrscht bei den Angiospermen entschieden der Hermaphroditismus vor, obgleich auch monöcische und diöcische Arten, Gattungen und Familien nicht gerade selten sind. Die männlichen Blüthen sind von den weiblichen zuweilen wesentlich verschieden gebaut (Cupuliferen, Cannabineen), meist aber kommt die Diklinie nur durch theilweisen oder vollständigen Abortus des Androeceums der einen, des Gynaeceums der anderen Blüthen zu Stande, die übrigens nach demselben Typus gebaut sind (vergl. Fig. 267 *A*); in solchen Fällen kommt es denn auch vor, dass neben den männlichen und weiblichen Blüthen auch noch hermaphroditische sich ausbilden (Polygamen, z. B. Fraxinus excelsior, Saponaria ocymoides, Acer u. a.). Aber selbst in den meisten Fällen, wo männliche und weibliche Organe in den hermaphroditischen Blüthen vollkommen ausgebildet und funktionsfähig sind, findet die Befruchtung doch durch Uebertragung

---

1) Die umfassendste Bearbeitung der Angiospermenblüthe findet sich in EICHLER's Blüthendiagrammen I. und II. Leipzig 1875 und 1878, wo auch die Literatur sehr vollständig angeführt ist. Für die Entwicklungsgeschichte der Blüthen das wichtigste Werk ist PAYER's Traité d'organogénie de la fleur, Paris 1857, mit 154 prachtvollen Kupfertafeln.

des Pollens der einen Blüthe auf das Gynaeceum anderer Blüthen oder selbst anderer Pflanzen derselben Art statt, weil entweder die Bestäubung innerhalb derselben Blüthe durch die Einrichtung derselben unmöglich ist

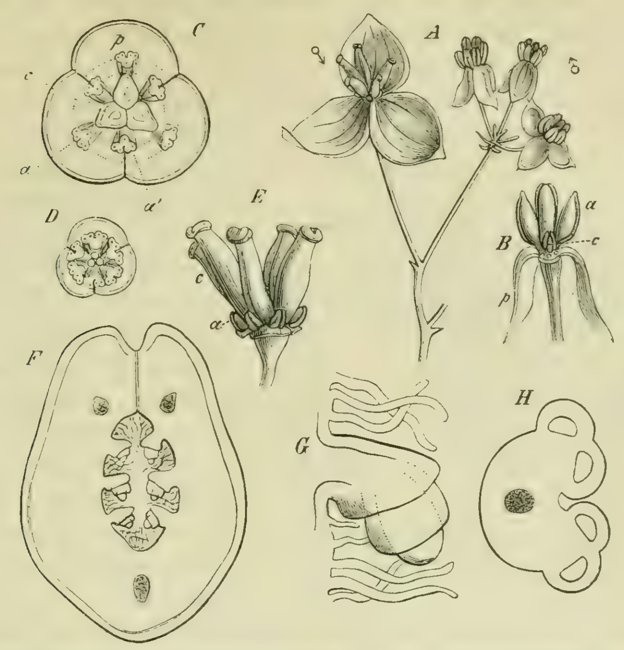


Fig. 267. Akebia quinata; *A* ein Theil der Inflorescenz, ♀ weibliche, ♂ männliche Blüthen; *B* längsdurchschnittene männliche Blüthe, *c* deren sterile Carpelle; *C* Querschnitt einer weiblichen Blüthe vergrößert, *D* der männlichen Blüthe; *E* das Gynaeceum der weiblichen Blüthe mit den kleinen Staubgefäßen *a*; *F* ein Fruchtknoten quer durchschnitten; *G* eine Samenknospe, *H* Querschnitt einer Anthere. *a* äußere, *a'* innere Staubgefäße, *c* Carpelle, *p* Perigon.

(Dichogamen), oder weil der Pollen nur auf Samenknospen einer anderen Blüthe befruchtend einwirkt (Orchideen, Corydalis u. a.).

Bei den Gymnospermen fanden wir die Blüthenaxe meist so verlängert, dass die Geschlechtsorgane, zumal wenn sie zahlreich sind, deutlich über einander in alternirenden Quirlen oder aufsteigenden Schraubenlinien angeordnet erscheinen; bei den Angiospermen ist dagegen die Blüthenaxe, soweit sie die Hüllen und die Geschlechtsorgane trägt, so verkürzt, dass der Raum für die Insertion der verschiedenen Blattgebilde durch eine entsprechende Verbreiterung (Umfangszunahme) des Blüthenbodens (torus) gewonnen werden muss; dieser schwillt schon vor und während der Anlage der Blüthenphyllome keulig an, wird nicht selten tellerartig flach und häufig sogar becherförmig ausgehöhlt, derart, dass der Scheitel der Blüthenaxe den tiefsten Punkt der Höhlung einnimmt, während der so gebildete Becher die Carpelle umschließt (perigynische Blüthen), oder selbst an der Bildung des in diesem Falle unterständigen Fruchtknotens sich betheiligt (vergl. Fig. 268). Für die äußerliche Betrachtung macht sich dieses Ver-

halten besonders dadurch geltend, dass die einzelnen Blüthentheile gewöhnlich nicht sowohl über einander, als vielmehr in concentrischen Kreisen oder in kaum aufsteigenden Schraubenlinien (Spiralen) angeordnet erscheinen, weshalb gerade hier die Verdeutlichung der Stellungsverhältnisse durch Diagramme (Grundrisse von Blüthen, die unten näher besprochen werden sollen) als die nächstliegende erscheint. — Diese Verkürzung des Blüthenbodens ist offenbar auch die nächste Ursache der zahlreichen Verwachsungen und Verschiebungen, welche nirgends so häufig wie in der Angiospermenblüthe angetroffen werden, und da die geringe Längenentwicklung der Blüthenaxe selbst auf einem frühen Erlöschen ihres Spitzenwachsthums beruht, so kann unter Mitwirkung intercalar auftretender Wachsthumszonen sogar die akropetale Entstehungsfolge der Blattgebilde der Blüthe gestört werden[1]), obwohl selbst in diesen Fällen die Störung der allgemeinen Gesetzmäßigkeit eine unbeträchtliche bleibt. Doch ist die akropetale Entstehungsfolge in den meisten Fällen auch hier streng festgehalten, und nicht selten dauert das Spitzenwachsthum der Blüthenaxe lange genug, um die Blattgebilde in deutlich über einander gestellten Kreisen oder in aufsteigender Schraubenlinie hervortreten zu lassen (Magnolien, Ranunculaceen, Nymphaeaceen). Hin und wieder sind auch innerhalb der Blüthe einzelne Axenglieder stark verlängert, wie bei Lychnis (Fig. 273) zwischen Kelch und Corolle, bei Passiflora zwischen Corolle und Staubblättern, bei den Labiaten zwischen Androeceum und Fruchtknoten.

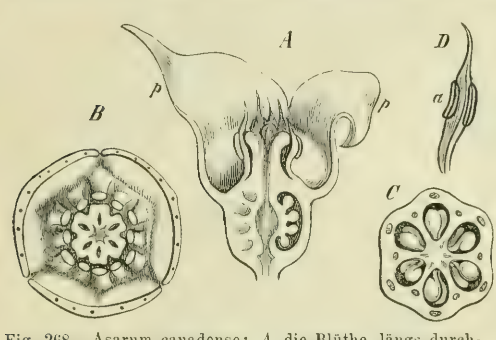


Fig. 268. Asarum canadense; *A* die Blüthe längs durchschnitten, *p* das Perigon; *B* Querschnitt der Blüthe über dem Fruchtknoten; *C* Querschnitt des sechstheiligen Fruchtknotens; *D* ein Staubgefäß mit den seitlichen Antheridien.

Gleich der Blüthe der Gymnospermen ist auch die der Angiospermen ein metamorphosirter Spross, eine blättertragende Axe: was aber diese Abtheilung besonders auszeichnet, das ist der hohe Grad der Metamorphose des Blüthensprosses, die ganz eigenthümlichen Qualitäten und abweichenden Stellungsverhältnisse der Blattgebilde gegenüber denen der rein vegetativen Sprosse; für die rein sinnliche Betrachtung erscheint daher die Blüthe der Angiospermen eher wie ein ganz eigenartiges Gebilde, das sich

---

1) Diese intercalaren Wachsthumszonen haben die Eigenschaften von Vegetationspunkten, es treten an ihnen neue Anlagen hervor, auch hier in der Weise, dass die jüngsten dem Vegetationspunkt zunächst stehen, also in gegen den letzteren fortschreitender (progressiver) Reihenfolge. Außerdem können aber auch neue Anlagen zwischen älteren eingeschaltet werden.

als ein Ganzes von dem übrigen Organismus scharf abgliedert. Dazu trägt neben dem eigenthümlichen Verhalten der Blüthenaxe besonders auch die Gegenwart der Blüthenhülle, vor Allem aber der Umstand bei. dass die Blattgebilde der Blüthe mit seltenen Ausnahmen rosettenartig angeordnet sind, auch dann, wenn die Blätter vegetativer Sprosse vereinzelt, entfernt von einander, zweireihig u. s. w. stehen; gewöhnlich ist jede Formation der appendiculären Organe der Blüthe, nämlich die Hülle, die Staubblätter und die Carpelle, durch mehrere Glieder vertreten und diese in concentrische Kreise oder eng gewundene Spiralen geordnet, so dass innerhalb eines oder mehrerer Hüllkreise zunächst ein oder mehrere Staubblattkreise und auf diese im Centrum der Blüthe das Gynaeceum folgt; doch kann bald der eine, bald der andere dieser Kreise fehlen, oder einzelne Formationen sind nur durch je ein Glied vertreten, wie bei Hippuris (Fig. 272), wo innerhalb eines kaum entwickelten Perigons nur ein Staubfaden und nur ein Carpell zur Entwicklung kommt; nur selten ist die ganze Blüthe auf nur ein einziges Geschlechtsorgan reducirt, wie die weibliche Blüthe der Piperaceen, die weibliche und männliche mancher Aroideen; viel häufiger ist aber der Fall, dass die von außen nach innen (von unten nach oben) auf einander folgenden Kreise gleichzählig oder in verschiedenen Multiplen einer Zahl vertreten sind und rosettenartig allseitig vom Centrum ausstrahlen, ein Verhalten, das nicht selten durch die später bilaterale Ausbildung und durch Abortus theilweise verdeckt wird.



Fig. 269. 1 Blüthenstand, 2 längsdurchschnittene Blüthe von Solanum tuberosum (Kartoffel).

3) Die Blüthenhülle (Perigon, Perianthium) fehlt nur selten gänzlich, wie bei den Piperaceen und vielen Aroideen; häufiger ist sie einfach, d. h. sie besteht aus nur einem Kreise von zwei, drei, vier, fünf, selten mehr Blättern (wie bei Fig. 267 und 268); in diesem Falle ist das Perianth häufig unscheinbar, aus kleinen grünen Blättchen gebildet, wie

bei den Chenopodiaceen und Urticaceen, zuweilen aber auch groß, von zarter Struktur und bunt gefärbt (corollinisch), wie bei Aristolochia, Mirabilis[1]) u. a. In beiden Angiospermenklassen ist aber die Blüthenhülle gewöhnlich aus zwei gleichzähligen, alternirenden Kreisen zusammengesetzt,

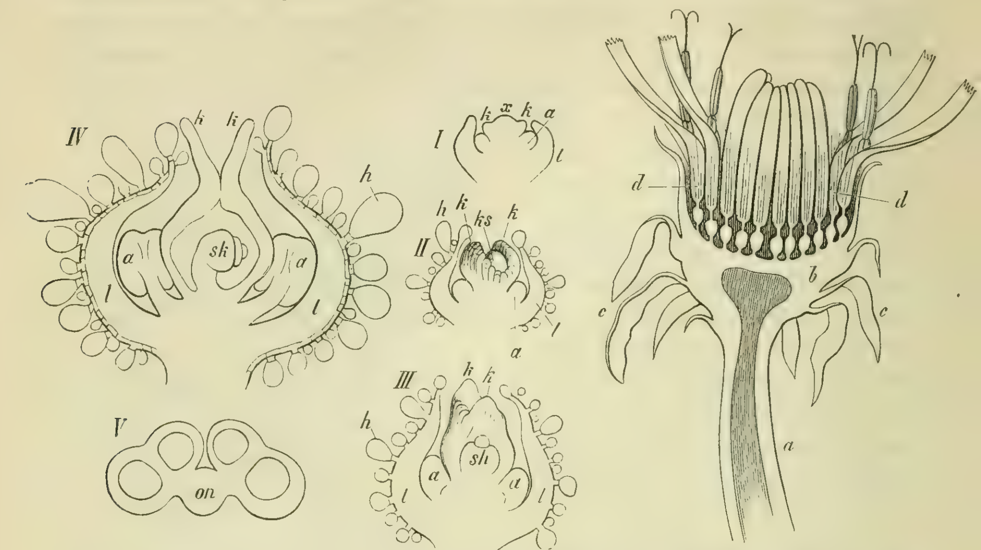


Fig. 270. Chenopodium Quinoa: *I—IV* Entwicklung der Blüthe (Längsschnitt): *l* der Kelch mit Drüsenhaaren *h* besetzt, *a* Antheren, *kk* Carpell, *sk* Samenknospe, *x* Scheitel der Blüthenaxe. *V* Querschnitt einer Anthere mit vier Pollensäcken am Connektiv *on* (stark vergr.).

Fig. 271. Längsschnitt einer Inflorescenz von Taraxacum officinale (halbschematisch). Die Inflorescenzaxe *a* ist auf ihrem Scheitel verbreitert und trägt hier die zungenförmigen Blüthen *d*. Unterhalb der Inflorescenz besitzt die Inflorescenzaxe eine Anzahl von Hüllblättern (*c*).

deren jeder zwei, drei, vier, fünf selten mehr Glieder zählt. Die qualitative Ausbildung beider Kreise gestaltet sich bei den meisten Dicotylen und vielen Monocotylen verschieden; der äußere, aus derberen, grünen, meist kleineren Blättern bestehende wird dann Kelch (calyx), der innere von zarter Struktur, mit farblosen oder bunten, meist größeren Blättern Blumenkrone (corolla) genannt; es ist jedoch zweckmäßig, wie bereits Payer vorschlug, auch in solchen Fällen, wo beide Hüllkreise von gleicher Struktur sind, den inneren als Corolle, den äußeren als Kelch zu bezeichnen, da man auf diese Art eine kürzere Ausdrucksweise gewinnt, und dies um so mehr, als die genannte Strukturverschiedenheit häufig gar nicht besteht, insofern entweder beide Kreise kelchartig (Juncaceen) oder beide corollinisch (Lilien) sein können; bei Helleborus, Aconitum u. a. wird sogar der äußere Hüllkreis (Kelch) allein corollinisch, während der innere (die Corolle) in Nektarien umgebildet ist. — Bei manchen Dicotylen besteht die Blüthenhülle nicht aus alternirenden Kreisen, sondern aus einigen oder mehreren

1) Bei Mirabilis ist scheinbar ein Kelch vorhanden, es ist diese Bildung aber vielmehr ein Involucrum s. u.

selbst vielen Umläufen einer spiraligen Anordnung von Blättern, deren Zahl dann gewöhnlich eine große, aber unbestimmte (indefinite) ist; die äußeren (unteren) Blätter der spiraligen Anordnung können auch in diesem Fall kelchartig, die inneren allein corollinisch sein (Opuntia), oder sie sind sämmtlich corollinisch (Epiphyllum, Trollius), oder es findet ein allmählicher Übergang von der kelchartigen, durch die corollinische bis zur staminalen (Staubfaden-) Bildung statt (Nymphaea).

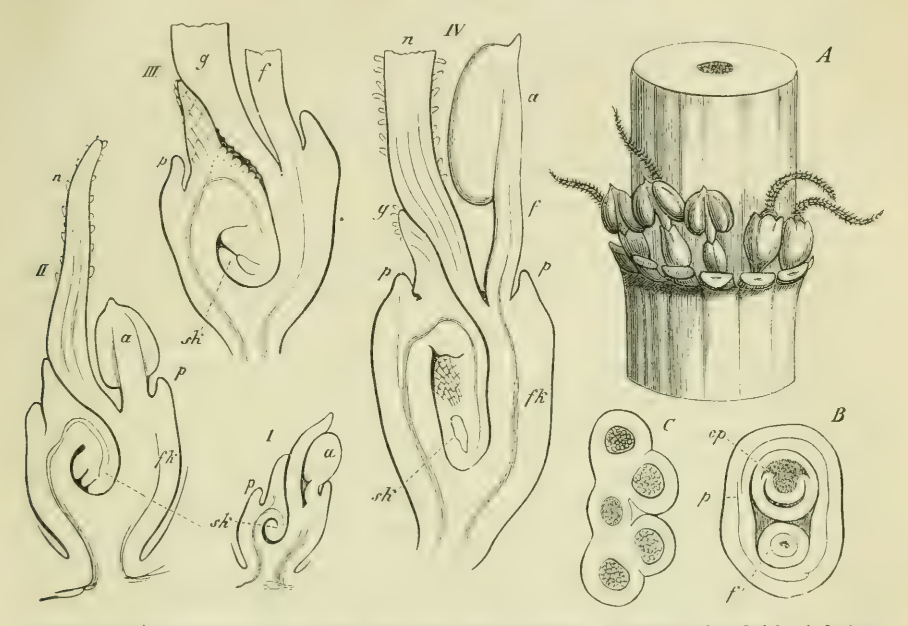


Fig. 272. Hippuris vulgaris; *A* ein Stück des aufrechten Stammes, die Blätter des Quirls sind abgeschnitten, in ihren Axeln stehen die Blüthen; *B* Querschnitt eiuer Blüthe oberhalb des Fruchtknotens; *C* Querschnitt der Anthere. *I* bis *IV* Längsschnitte durch Blüthen verschiedener Entwicklungsstufen. — *a* Anthere, *f* Filament, *n* Narbe, *g* Griffel (stilus), *p* Perigon, *fk* der unterständige Fruchtknoten, *sk* die hängende und anatrope Samenknospe; *cp* bei *B* das Carpell.

Die Umhüllung der Blüthen durch corollinische oder calycinische Blätter wird in anderen Fällen durch abweichende Bildungen ersetzt. So sind z. B. die weiblichen Blüthen von Typha und die mancher Cyperaceen von haarförmigen Borsten umgeben und auch bei den Compositen ist es gewöhnlich, dass an Stelle des Kelches ein Haarkranz (Pappus) die Blumenkrone umgiebt. Auch bei den Gräsern ist weder Kelch noch Blumenkrone entwickelt, die Blüthen sind in Spelzenblätter eingeschlossen, die beim Aufblühen durch eigenthümliche Schwellkörper, die lodiculae, von einander entfernt werden; diese Schwellkörper, die in Form zarter, farbloser Schüppchen auftreten, wurden vielfach als rudimentäres, unvollständiges Perigon betrachtet. Es wurde auch schon erwähnt, dass bei Aconitum, Helleborus u. a. die Blätter der Corolle in eigenthümlich geformte Nektarien sich umwandeln.

Besteht das Perianthium aus einem oder zwei Kreisen, so erscheinen die Blätter eines Kreises oder beider häufig seitlich verwachsen oder verschmolzen: sie bilden einen Napf, Becher, eine Röhre u. dgl., an deren Randzipfeln man gewöhnlich noch die Anzahl der unter sich verwachsenen Kelch- oder Blumenblätter erkennt. Verwachsene Hüllkreise kommen dadurch zu Stande, dass nach Anlage isolirter Blattgebilde am Umfang des Blüthenbodens die gemeinsame Insertionszone des letzteren sich als ringförmige Lamelle durch intercalares Wachsthum erhebt und bei weiterer Ausbildung die Struktur des betreffenden Blattkreises annimmt. Der verwachsene becher- und röhrenförmige Theil besteht also nicht aus ursprünglich freien Theilen, die erst nachträglich seitlich verschmolzen sind, sondern er wächst sogleich als ein Ganzes hervor, das gewissermaßen an der Basis der Hüllblätter eingeschoben wird; die anfangs freien Blätter sind nach Entstehung des gemeinsamen Basalstückes die Randzipfel desselben. Da man mit dem Ausdruck Sepalum ein Kelchblatt, mit Petalum ein Blüthenblatt bezeichnet, so wird ein aus verwachsenen Blättern bestehender Kelch Calyx gamosepalus, eine aus verwachsenen Kronenblättern bestehende Krone Corolla gamopetala genannt; sind die Blätter der Hüllkreise nicht verwachsen, sondern frei, so wird dies durch die Ausdrücke Chorisepal, Choripetal (von χωρὶς, abgesondert, getrennt, welche letztere Bezeichnung hier aber nur eine bildlich-vergleichende ist, jedenfalls aber ist die Bezeichnung besser als die ebenfalls gebrauchten polypetal und dialypetal) bezeichnet. Ist nur ein Hüllkreis vorhanden und soll bezeichnet werden, dass dieser aus verwachsenen oder freien Blättern besteht, so empfehlen sich die termini: Perianthium gamophyllum und choriphyllum; doch kommt es auch vor, dass zwei Hüllkreise vorhanden, aber wie ein Kreis verwachsen sind, so dass z. B. zwei alternirende dreigliedrige Kreise in eine sechszipfelige Röhre verschmelzen (Hyacinthus, Muscari u. a.).

Sind die Blätter der äußeren und inneren Hülle frei, nicht verwachsen, und tritt die kelchartige und corollinische Ausbildung scharf ausgeprägt hervor, so lassen sich neben den oben genannten Strukturunterschieden gewöhnlich noch gewisse Formverschiedenheiten wahrnehmen: die Kelchblätter haben meist eine breitere Basis, sind ungestielt, gewöhnlich von sehr einfachem Umriss, vorn zugespitzt; die Corollenblätter haben meist schmalere Basis, ihr vorderer Theil ist oft sehr breit und nicht selten tritt eine Gliederung in Stiel (Nagel) und Spreite hervor; nicht selten ist die Spreite getheilt oder sonst wie gegliedert; an der Stelle, wo die Spreite von dem stielartigen Theil abbiegt, treten häufig auf der Innenseite (Oberseite) Ligulargebilde auf, die im Complex einer Blüthe dann als Ganzes unter dem Namen Nebenkrone (Coronula) zusammengefasst werden, wie bei Lychnis, Saponaria, Nerium, Hydrophylleen u. a.; ist die Corolle selbst gamopetal, so verwachsen auch die Theile der Coronula wie bei Narcissus, wo sie sehr groß ist.

Die Gesammtform der Blüthenhülle steht zumal dann, wenn sie entschieden corollinische Struktur und beträchtliche Größe besitzt, immer in bestimmter Beziehung zur Bestäubung durch Mithülfe der Insekten, und große, schön gefärbte, zarte, riechende Blumen kommen nur da vor, wo die Befruchtung durch jene vermittelt wird; diese Eigenschaften haben die Aufgabe, die Insekten zum Besuch der Blüthen einzuladen; die unendlich mannigfaltige, oft wunderbare Form des Perianthiums aber ist vorwiegend darauf berechnet, den Insekten von bestimmter Größe und Species bestimmte Körperstellungen und Bewegungen beim Aufsuchen des Nektars aufzunöthigen, wobei die Übertragung des Pollens von Blüthe zu Blüthe von diesen unwillkürlich ausgeführt wird. Die multilaterale oder bilaterale Symmetrie der Blüthenhülle steht meist in Verbindung mit der der übrigen Blüthentheile und soll daher unten im Zusammenhang mit diesen behandelt werden.

Außer der bisher betrachteten Blüthenhülle im engeren Sinne treten nicht selten noch weitere Umhüllungen einzelner Blüthen auf. Bei den Malvaceen und in einigen anderen Fällen erscheint der eigentliche Kelch noch von einem zweiten Kelch (Hüllkelch, calyculus) umgeben, der aber eine morphologisch andere Bedeutung hat; bei Malope trifida z. B. repräsentiren die drei Theile des Calyculus ein subflorales Hochblatt mit seinen beiden Nebenblättern (stipulis), bei Kitaibelia vitifolia dagegen entsteht ein sechstheiliger Calyculus aus zwei solchen subfloralen Blättern mit ihren vier stipulis (Payer)[1]. Der Calyculus kann aber auch ein bloß scheinbarer sein, indem die ächten Kelchblätter Stipulargebilde erzeugen, die jeweils paarweise vereinigt oft ein scheinbar einfaches Blättchen bilden, wie bei den Rosen und Potentillen. Bei Dianthus, Caryophyllus u. a. entsteht eine Art Calyculus durch zwei decussirte Paare kleiner Hochblätter, die sich unmittelbar unter dem Kelch befinden; bei den terminalen Blüthen der Anemonen steht ein Quirl von Laubblättern nahe unter der Blüthe, der sich bei der verwandten Eranthis hyemalis zu einer Art von Hüllkelch (Involucrum) gestaltet. Von besonderem Interesse ist der Hüllkelch der kleinen Dipsaceenblüthen, deren jede innerhalb der dichtgedrängten Inflorescenz

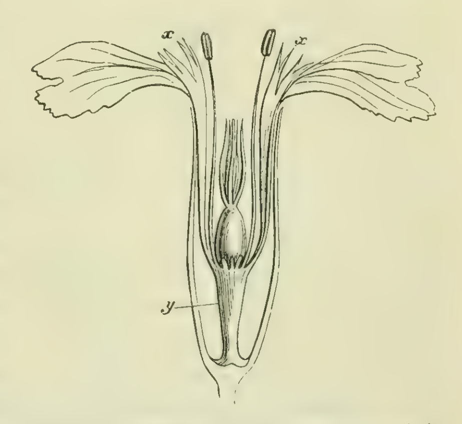


Fig. 273. Längsschnitt der Blüthe von Lychnis flos Jovis; y das verlängerte Axenglied zwischen Kelch und Corolle; x Ligula der Petala (Nebenkrone).

---

1) Eichler zweifelt die Richtigkeit der Payer'schen Auffassung des Malvaceencalyculus an, das Verhältniss wird deshalb von Neuem zu prüfen sein.

noch von einem häutigen Sack, den hier der Calyculus bildet, umgeben ist. — Wenn sich unter der Blüthe, nachdem deren Perianth und Geschlechtstheile angelegt sind, eine zunächst ringwulstförmige Erhebung des Blüthenstiels bildet, die später napfartig oder becherförmig emporwächst und schuppige oder stachelförmige Emergenzen erzeugt, so wird ein derartiges Gebilde als Cupula bezeichnet; eine solche ist der Napf, in welchem die Eichel der Quercusarten sitzt[1]; hier umgiebt die Cupula nur eine Blüthe, bei Castanea und Fagus dagegen umhüllt sie eine kleine Inflorescenz; diese stachelige Cupula springt später von oben her klappig aus einander, um die in ihr gereiften Früchte zu entlassen. — Umgiebt sich eine Inflorescenz mit einem eigenthümlich ausgebildeten Quirl oder einer Rosette von Blättern, so wird diese Hülle als Involucrum (ein Name, der auch auf die nicht zum Perigon gehörigen Hüllen einzelner Blüthen öfters angewendet wird, wie z. B. bei Eranthis) bezeichnet (Umbelliferen, Compositen u. a.), umhüllt ein einziges scheidenförmiges Blatt einen zu seiner Axe gehörigen Blüthenstand, so ist es eine Spatha. Involucrum wie Spatha können corollinische Struktur annehmen, jenes z. B. bei Cornus florida, diese bei vielen Aroideen.

4) Das Androeceum besteht aus der Gesammtheit der männlichen Geschlechtsorgane einer Blüthe; ein einzelnes derselben heißt ein Staubgefäß (Staubblatt, Stamen); es besteht aus der Anthere und dem meist fadenförmigen, zuweilen blattartig breiten Träger derselben, dem Filament; die Anthere besteht aus zwei Längshälften, welche dem oberen Theil des Filaments rechts und links von dessen Mediane ansitzen: dieser die Antherenhälften tragende Theil des Filaments wird als Connektiv unterschieden.

Die seitliche Stellung der Stamina an der Blüthenaxe (dem Blüthenboden) ist bei allen hermaphroditischen und bei den meisten rein männlichen Blüthen ganz unzweifelhaft; nach dieser seitlichen Stellung, ihrer exogenen Entstehung aus dem Urmeristem nächst dem Vegetationspunkt der Blüthenaxe, ihrer akropetalen Entwicklungsfolge und den häufigen Monstrositäten, in denen die Stamina mehr oder minder die Natur von Blumenblättern oder selbst Laubblättern annehmen, müssen sie im morphologischen Sinne als Blattgebilde betrachtet und können zweckmäßig als Staubblätter bezeichnet werden. Die seitliche Stellung derselben an der Blüthenaxe erleidet in verschiedenen Fällen eine Ausnahme. Bei Najas wird der Vegetationskegel der männlichen Blüthenaxe durch das Auftreten von Pollenmutterzellen in vier peripherischen Längsstreifen seines Gewebes zu einer vierfächerigen Anthere[2], ähnlich ist es bei Casuarina[3] und bei

---

1) Über die Entwicklung derselben vgl. HOFMEISTER, allg. Morphologie pag. 495.

2) MAGNUS, Beiträge zur Morphologie der Gattung Najas Berlin 1870. (Vgl. auch Bot. Zeitg. 1869 pag. 771.)

3) KAUFMANN, Über die männl. Blüthe von Casuarina. Bullet. de la soc. imp. d. nat. de Moscou 1868.

den unverzweigten Staubgefäßen von Typha. Auch bei Cyclanthera geht die eigenthümliche Anthere aus der Blüthenaxe selbst hervor[1]). Sie besitzt zwei ringförmige (ein oberes und ein unteres) Antherenfächer. Da die anderen Cucurbitaceen einzelne, mit den sonst vorkommenden übereinstimmende Staubblätter haben, so betrachtet die vergleichende Morphologie auch die »Anthere« von Cyclanthera als aus fünf vollständig mit einander verwachsenen Antheren gebildet, eine Auffassung, für die man aber keine anderen als phylogenetische Gründe geltend machen kann, zu sehen ist von einer solchen Verwachsung nichts. Die vier Fächer (Lokulamente) einer Anthere sind nichts anderes als dem angeschwollenen Antherengewebe[2]) eingesenkte Sporangien, deren Entwicklung in allen Punkten vollständig übereinstimmt, sowohl mit den Mikrosporangien der Gymnospermen, als mit den Sporangien der Equiseten, Lycopodien etc. (vgl. GOEBEL a. a. O.) Es werden zwei Pollenfächer in den vorderen, zwei in den hinteren Kanten der Staubblattanlagen gebildet. Im fertigen Zustand ist die Stellung der Pollenfächer aber häufig eine andere, es liegen entweder zwei Pollenfächer seitlich am Staubblatt, zwei auf dessen Rücken- d. h. der Blüthenaxe zugewendeten Seite, oder die Fächer scheinen entweder alle dieser Seite, oder der entgegengesetzten, der Bauchseite, anzugehören. Derartige Verschiebungen kommen durch nachträgliche Wachsthumsvorgänge in der Antherenanlage, namentlich am Connektiv zu Stande[3]). Antheren, deren Fächer nach außen gerichtet sind, heißen extrorse (Beispiele: Aristolochia, Tamarix, Iris), solche mit nach innen gekehrten Fächern introrse (Beispiele: Cypripedium Nuphar u. a.). — Bevor wir indes zur Betrachtung der Pollensäcke und ihres Inhalts übergehen, kehren wir noch einmal zur Betrachtung des ganzen Staubblatts und des Androeceums zurück. Der Träger der Anthere (Filament sammt Connektiv) ist entweder ungegliedert (einfach) oder gegliedert; der einfache Träger kann fadenförmig (Fig. 269), oder verbreitert, blattähnlich (Fig. 268), zuweilen sogar sehr breit (wie bei den Asclepiadeen und Apocyneen) sein; oder er ist unten (Fig. 275 *f*) oder oben angeschwollen; gewöhnlich hört er zwischen den beiden Antherenhälften auf, nicht selten aber verlängert er sich oberhalb (Fig. 268 *D*) als

---

1) WARMING über pollenbildende Phyllome und Coulome in HANSTEIN's Abh. II. Bd. 1. WARMING, a. a. O. — ENGLER, Beitr. zur Kenntniss der Antherenbildung der Metaspermen (Angiospermen) PRINGSHEIM's Jahrb. für wiss. Bot. Bd. X. pag. 275.

2) Es ist also bei der Anthere wohl zu unterscheiden zwischen dem Gewebe des Staubblatts (dem Sporophyll) und den Mikrosporangien; die früheren, auf Missbildungen gegründeten, jetzt veralteten »Deutungen« haben diese Unterscheidung oft genug vernachlässigt, die richtige Auffassung findet sich übrigens schon bei CASSINI und ROEPER angedeutet. Bei Missbildungen (Vergrünungen) erhält man verschiedene Stadien, je nach der Entwicklungsstufe, auf welcher das Staubblatt steht, wenn es die »Vergrünung« (Umwandlung in ein vegetatives Blatt) erfährt, Verhältnisse, die an und für sich recht interessant, oft zu absurden Meinungen Anlass gegeben haben.

3) Vgl. WARNING a. O.; ENGLER a. a. O.

Spitze oder in Form eines langen Fortsatzes, wie beim Oleander. Ist der obere Theil des Trägers, das Connektiv, breit, so sind die beiden Antherenhälften deutlich getrennt (Fig. 268, 274), ist er schmal, so liegen sie dicht neben einander. — Die Gliederung des Trägers erfolgt sehr häufig so, dass das Connektiv von dem Filament durch eine tiefe Einschnürung scharf abgesetzt erscheint; die Verbindung beider ist dann durch ein so dünnes Stück vermittelt, dass die Anthere sammt dem sie zusammenhaltenden Connektiv (als Ganzes) auf dem Filament schwankend, drehbar ist (anthera versatilis); dabei kann der Verbindungspunkt am unteren Ende des Connektivs, in der Mitte desselben (Fig. 275) oder oben liegen; zuweilen gewinnt das abgegliederte Connektiv eine beträchtliche Größe, es bildet Fortsätze außerhalb der Anthere (Fig. 276 A, x), oder es entwickelt sich zwischen den beiden Antherenhälften als Querbalken, so dass Filament und Con-

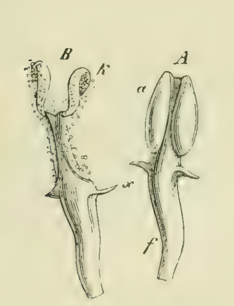


Fig. 274. Staubblatt von Mahonia Aquifolium; B mit geöffneter Anthere.



Fig. 275. Staubblatt von Arbutus hybrida, Anthere geöffnet; x Anhängsel.

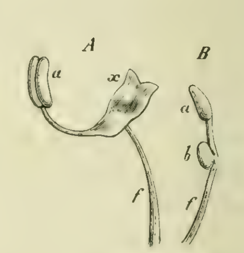


Fig. 276. Staubblätter von Centradenia rosea; A ein größeres fertiles, B ein kleineres steriles derselben Blüthe.

nektiv ein T bilden, wie bei der Linde, in viel höherem Grade bei Salvia, wo das quergestreckte Connektiv nur an dem einen Arm eine Antherenhälfte trägt, während der andere steril und für andere Zwecke bestimmt ist. — Von der Verbindung des Connektivs mit den beiden Antherenhälften hängt es ab, ob diese parallel neben einander liegen, dann sind sie dem Connektiv gewöhnlich in ihrer ganzen Länge angewachsen, oder ob die beiden Hälften nur unten zusammenhängen, oben getrennt sind, oder ob sie umgekehrt unten getrennt (frei), oben aber verwachsen sind, in welchem Falle sie sich so aus einander schlagen können, dass beide Hälften über der Spitze des Filaments in eine Flucht zu liegen kommen wie bei vielen Labiaten. — Das Filament hat nicht selten Anhängsel, so z. B. rechts und links unten häutige Ausbreitungen oder Anhängsel, welche Nebenblättern gleichen (Allium), oder einen kapuzenförmigen Auswuchs auf der Hinterseite, wie bei den Asclepiadeen, oder Ligulargebilde auf der Vorderseite, wie bei Alyssum montanum, oder hakenartige Fortsätze an einer Seite unter der Anthere, wie bei Crambe, oder an beiden, wie bei Fig. 274 x.

Eine Erscheinung von größter Wichtigkeit für das morphologische

Verständniss der Blüthen ist die bei vielen Dicotylen vorkommende Verzweigung der Staubblätter, die von den älteren Botanikern irrthümlicher-

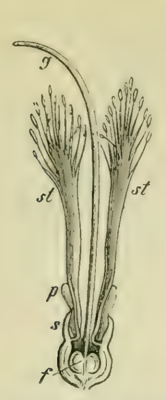


Fig. 277. Längsschnitt der Blüthe von Calothamnus, einer Myrtacee; *f* der Fruchtknoten, *s* der Kelch, *p* Petala, *g* der Griffel, *st* verzweigte Staubblätter.



Fig. 278. Theile einer längs durchschnittenen männlichen Blüthe von Ricinus communis; *ff* die Fußstücke der vielfach verzweigten Staubblätter, *a* deren Antheren.

weise mit der Verwachsung derselben vielfach verwechselt wurde, obgleich beide grundverschieden sind. — Zuweilen erfolgt die Verzweigung der Staubblätter ähnlich wie bei den Laubblättern bilateral in einer Ebene, rechts und links von der Mediane, so dass das verzweigte Stamen gefiedert erscheint, wie bei Calothamnus (Fig. 277 *st*), wo jede Fieder eine Anthere trägt; zuweilen aber erfolgt die Verzweigung nach Art einer Polytomie wie bei Ricinus (Fig. 278), wo die einzelnen Staubfäden in Form einfacher Protuberanzen aus dem Blüthenboden heraustreten, worauf jede wiederholt

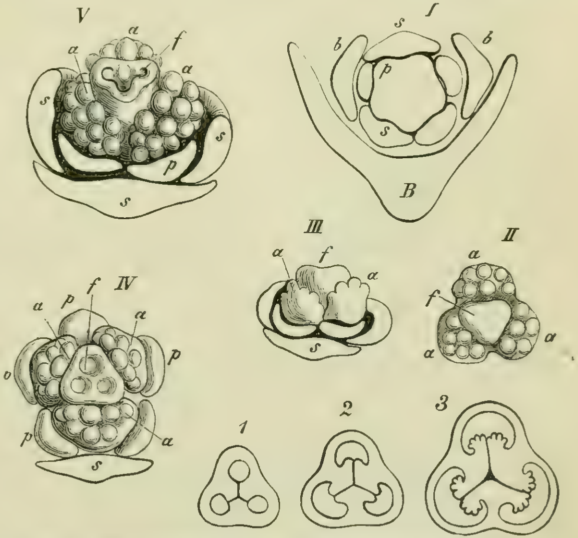


Fig. 279. Entwicklung der Blüthe von Hypericum perforatum; *I* junge Blüthenknospe in der Axel ihres Deckblattes*B*, mit ihren beiden Vorblättern *bb*; *s* die Kelchblätter, *p* erste Andeutung von Petala; *II* mittlerer Theil einer etwas älteren Knospe, *f* Anlage des Fruchtknotens, *aaa* die drei Stamina mit ihren als Protuberanzen auftretenden Zweiganlagen; *III* eine Blüthenknospe von fast gleichem Alter wie *II*, aber von der Seite gesehen; *s* ein Kelchblatt, *aa* die Stamina, *f* der Fruchtknoten. *IV* und *V* weiter vorgerückte Blüthenknospen, die Buchstaben von derselben Bedeutung wie bei *I*, *II*, *III*. — 1, 2, 3 Fruchtknoten in verschiedenen Entwicklungszuständen quer durchschnitten.

neue Protuberanzen erzeugt, die endlich durch intercalares Wachsthum sich zu einem vielfach und wiederholt verzweigten Filament ent-

wickeln, dessen freie Zweigenden sämmtlich Antheren tragen. — Bei den Hypericinen treten nach Anlage der Blumenkrone drei oder fünf mächtige, breite Protuberanzen aus dem Umfang der Blüthenaxe hervor (Fig. 279 *II—IV, a*), deren jede nach und nach von ihrem Scheitel nach der Basis hin kleinere, rundliche Höcker entwickelt. Diese letzteren sind Anlagen von Staubblättern, die an der Basis der primordialen Protuberanz, deren Zweige sie sind, zusammenhängen. Ein Querschnitt durch die Blüthenknospe vor dem Aufblühen zeigt, zumal bei Hypericum calycinum, die zahlreichen zu einem Primordium gehörigen Filamente in ein Bündel dicht zusammengedrängt. In diesem und in anderen ähnlichen Fällen bleibt das gemeinsame primordiale Fußstück des Staubblattes sehr kurz, die Zweigfilamente verlängern sich stark und erscheinen später wie ein aus dem

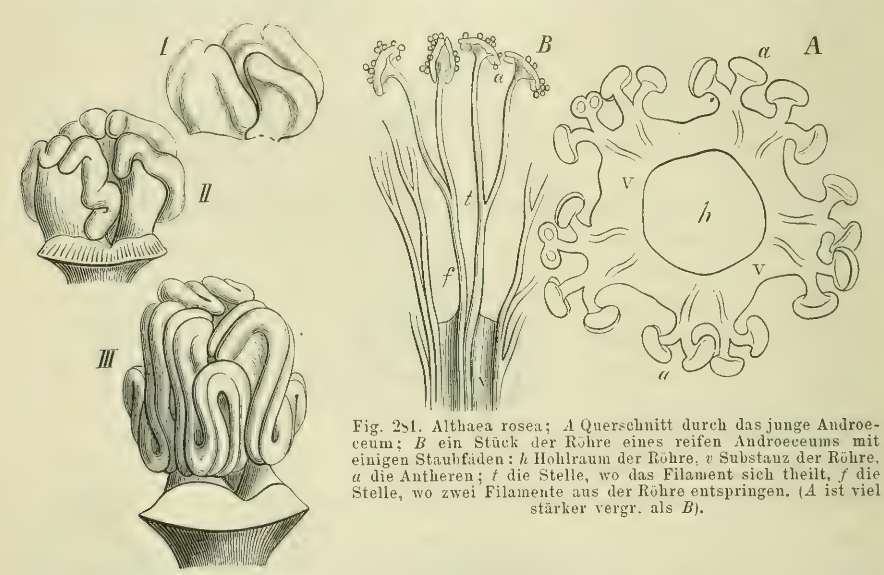


Fig. 281. Althaea rosea; *A* Querschnitt durch das junge Androeceum; *B* ein Stück der Röhre eines reifen Androeceums mit einigen Staubfäden: *h* Hohlraum der Röhre, *v* Substanz der Röhre, *a* die Antheren; *t* die Stelle, wo das Filament sich theilt, *f* die Stelle, wo zwei Filamente aus der Röhre entspringen. (*A* ist viel stärker vergr. als *B*).

Fig. 280. Cucurbita Pepo, Entwicklung des Androeceums nach PAYER; in allen drei Figuren steht das einfache Staubblatt rechts, hinten und links je ein paariges, aus zweien verwachsenes Staubblatt. Die Antheren wachsen stark in die Länge und machen krause Windungen.

Blumenboden entspringendes Büschel, dessen wahre Natur nur durch die Entwicklunggeschichte erkannt wird[1]; verlängert sich dagegen der primordiale Basaltheil wie bei Calothamnus und Ricinus, so ist das Staubblatt im fertigen Zustand leicht als ein verzweigtes zu erkennen.

Nicht minder wichtig für die Erkennung des gesammten Bauplans einer Blüthe und besonders der wirklich vorhandenen Zahlen- und Stellungsverhältnisse ist die Verwachsung der neben einander in einem Kreise stehenden Staubblätter; bei Cucurbita z. B. sind der Anlage nach fünf solche vorhanden, man findet aber später nur drei, von denen jedoch zwei

1) Vergl. dag. Beitr. zur Morph. und Physiol. d. Blattes. III. Bot. Ztg. 1882.

breiter sind als das dritte; sie sind durch seitliche Verschmelzung je zweier Staubblätter entstanden; die Filamente legen sich hier zu einer centralen Säule zusammen, an welcher (wie Fig. 280 *III* zeigt) die Pollensäcke, stärker als jene in die Länge wachsend, darmartige Windungen beschreiben.

Verwickelter und schwerer verständlich werden die Verhältnisse, wenn gleichzeitig Verwachsung und Verzweigung der Staubblätter eintritt, wie bei den Malvaceen. Bei Althaea rosea z. B. bildet das Androeceum eine häutige rings geschlossene Röhre, welche das Gynaeceum vollständig einhüllt; auf der Außenseite dieser Röhre stehen fünf senkrechte, unter sich parallele Doppelreihen von langen Filamenten, deren jedes (vergl. Fig. 281 *B*) sich selbst wieder in zwei Schenkel spaltet (*t*); jeder derselben trägt eine

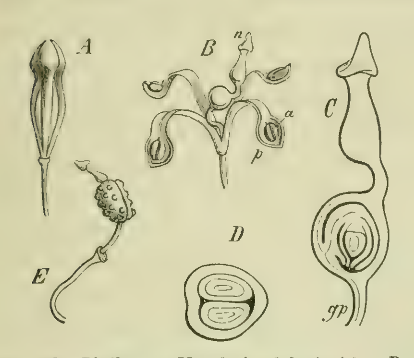


Fig. 282. Blüthe von Manglesia glabrata (einer Proteacee): *A* vor dem Aufblühen, *B* entfaltet, *C* das Gynaeceum, *gp* Gynophorum, *D* Querschnitt des Fruchtknotens, *E* reifende Frucht auf ihrem Stiel.

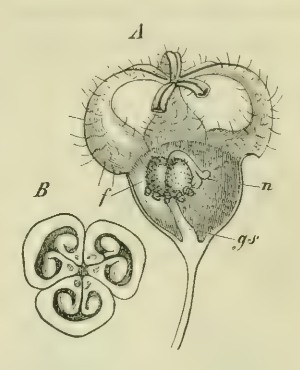


Fig. 283. Blüthe von Sterculia Balanghas: *gs* das Gynophorum, *f* Fruchtknoten, *n* Narbe; *B* der Querschnitt des Fruchtknotens.

Antherenhälfte. Die Entwicklungsgeschichte und die Vergleichung mit verwandten Formen zeigt nun, dass die erwähnte Röhre aus fünf Staubblättern durch seitliche Verschmelzung entsteht; die mit einander verschmelzenden Ränder aber erzeugen Doppelreihen von seitlichen Auszweigungen, nämlich von Filamenten, die sich dann selbst wieder zweischenkelig spalten; der Querschnitt der jungen Androeceumröhre bei Fig. 281 *A* zeigt diese Doppelreihen gespaltener Filamente deutlich; der zwischen zwei solchen liegende Theil *v* ist als der Körper eines Staubblattes zu betrachten, dessen Ränder rechts und links je eine einfache Reihe von Filamenten als Lacinien oder Auszweigungen tragen[1]; bei Tilia, wo die fünf primordialen Staubblätter sich ebenfalls an den Rändern verzweigen und an den Aus-

1) Das Fremdartige dieser Auffassung wird schwinden, wenn man sich das Verhalten eines Fruchtknotens mit klappig verwachsenen Carpellen vorstellt, wo die Samenknospen in Doppelreihen an den Verwachsungsrändern (Placenten) entstehen; was hier nach innen, bezüglich der Samenknospen, geschieht dort nach außen, bei der Bildung der Filamente; übrigens wäre eine neue vergleichend-entwicklungsgeschichtliche Bearbeitung der Malvaceenblüthe sehr erwünscht.

zweigungen die Antheren bilden, bleiben die Staubblätter unter sich frei, im Uebrigen sind die Verhältnisse aber ganz ähnlich (vergl. Payer l. c.).

Die Staubblätter erleiden durch intercalares Wachsthum des Gewebes des Blüthenbodens in der Gegend ihrer Insertion nicht selten auffallende Verschiebungen, die ebenfalls gewöhnlich als Verwachsungen bezeichnet werden. Auf diese Art verwachsen sie häufig mit dem Perianthium oder der Corolle; im fertigen Zustand scheinen dann die Filamente aus der Innenfläche der Hüllblätter zu entspringen; die frühesten Entwicklungszustände zeigen jedoch, dass die Hüllblätter und Staubgefäße nach einander und gesondert aus dem Blüthenboden hervortreten; erst später beginnt dann ein intercalares Wachsthum an derjenigen Stelle des Blüthenbodens, aus welcher beide entspringen; so wächst nun eine Lamelle hervor, welche in ihrer Struktur als das Basalstück des betreffenden Hüllblattes sich darstellt und welche zugleich das Staubblatt trägt, so dass es aussieht, als ob dieses aus der Mitte der Innenfläche desselben entspringe, wie in Fig. 282 *B*, wo *p* ein Perigonblatt, *a* eine an diesem sitzende Anthere ist; beide standen anfangs getrennt über einander an dem jungen Blüthenboden, das unterhalb *a* und *p* liegende Blattstück ist erst viel später durch intercalares Wachsthum entstanden und hat gleichzeitig das eigentliche Perigonblatt *p* und das Staubgefäß *a* emporgehoben. Besonders häufig ist diese Art der Verwachsung in solchen Blüthen, deren Corollentheile auch unter sich seitlich zu einer Röhre verwachsen sind (Compositen, Labiaten, Valerianeen u. s. w.). — Andrerseits können die Staubbläter aber auch mit dem Gynaeceum in verschiedener Weise »verwachsen«; bei Sterculia Balanghas (Fig. 283 *A*) ist das Verhältniss nur ein scheinbares, es beruht hier einfach darauf, dass die kleinen dicht unter dem Fruchtknoten sitzenden Staubgefäße sammt diesem durch Streckung eines Theils des Blüthenbodens mit emporgehoben werden; ihrer Kleinheit wegen erscheinen sie als bloße Anhängsel des großen Fruchtknotens; der beiderlei Organe tragende Theil, das Gynophorum, ist hier also ein Internodium der Blüthenaxe. Viel complicirter gestaltet sich die Bildung des ächten Gynostemiums, welches oberhalb eines unterständigen Fruchtknotens sich bildet, wie bei den Aristolochien und noch mehr bei den Orchideen, wo diese Verwachsungen und Verschiebungen der Blüthentheile noch mit Abortus gewisser Glieder verbunden sind; da diese Verhältnisse im Anhange noch erläutert werden, so mag hier die Betrachtung der Fig. 284 genügen, welche die Blüthe von Cypripedium nach Wegnahme des

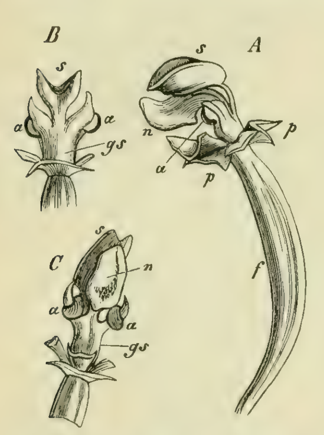


Fig. 284. Blüthe von Cypripedium Calceolus, nach Wegnahme des Perigons *pp* (s. den Text).

Perigons *pp* von der Seite (*A*), von hinten (*B*) und von vorn (*C*) zeigt; *f* ist der unterständige Fruchtknoten, *gs* das Gynostemium, dieses entstanden durch Verwachsung dreier Staubgefäße, von denen zwei (*aa*) fertil sind, das dritte (*s*) aber ein steriles Staminodium darstellt mit dem Carpell, dessen vorderer Theil die Narbe *n* trägt. Hier besteht das Gynostemium ganz aus verwachsenen Blattgebilden, aus den Basalstücken der Staubblätter und Fruchtblätter, die beide am oberen Rande des ausgehöhlten Blüthenbodens, der den unterständigen Fruchtknoten (*f*) bildet, entspringen (vergl. unten die Entwicklung und Deutung der Orchideenblüthe).

Die Größe und Form der Staubgefäße ist nicht selten innerhalb einer und derselben Blüthe verschieden; so sind z. B. bei den Cruciferen zwei kürzere und vier längere, bei den Labiaten zwei kürzere und zwei längere Staubfäden vorhanden; die Androeceen werden in diesen Fällen als tetradynamisch und didynamisch bezeichnet; bei Centradenia sind sie, wie Fig. 276 *A* und *B* zeigt, nicht nur verschieden groß, sondern auch verschieden gegliedert. — Gestützt auf die Entwicklungsgeschichte und die Vergleichung der Stellungs- und Zahlenverhältnisse verwandter Blüthen ist man aber sogar berechtigt, auch von Staubblättern ohne Anthere zu reden, denen also das physiologisch charakteristische Merkmal fehlt; so finden sich bei Geranium zwei Kreise fertiler Staubgefäße, bei dem nahe verwandten Erodium sind aber die des einen Kreises ohne Antheren; gewöhnlich erleiden solche sterile Laubblätter oder S t a m i n o d i e n weitere Metamorphosen, wodurch sie den fertilen unähnlich, nicht selten corollinisch werden, wie die innersten Staubblätter bei Aquilegia, oder sie nehmen ganz besondere Formen an, wie bei Cypripedium Fig. 284 *s*; bei manchen Gesneraceen tritt an Stelle des einen, hinteren Staubgefäßes ein drüsenartiges Gebilde, ein Nektarium auf (vergleiche die Abbildung von Columnea weiter unten). Derartige Metamorphosen können als erste Schritte zur Herstellung des Abortus gelten, der dahin führt, dass endlich an der Stelle,

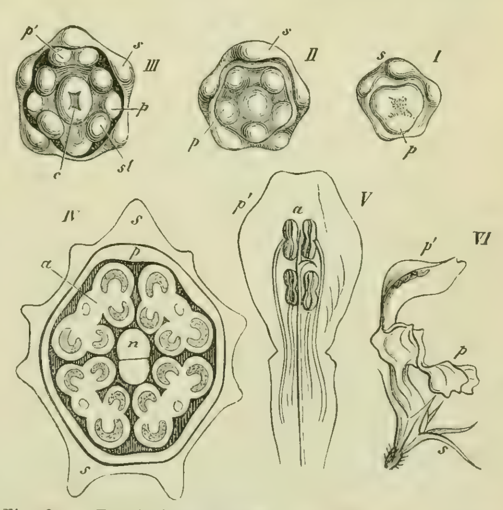


Fig. 285. Entwicklungszustände der Blüthe von Lamium album. *I, II, III* von oben gesehen, sehr junge Knospen; *I* nach Anlage der Sepala *s*, *II* nach der der Petala *p*, *III* nach Anlage der Stamina *st* und der Carpelle *c*; *IV* Querschnitt einer älteren Knospe; *s* die Röhre des gamosepalen Kelches, *p* der gamopetalen Corolle, *a* Antheren, *n* Narben; *V* Oberlippe der Corolle mit den epipetalen Staubgefäßen, *VI* ganze fertige Blüthe von der Seite.

wo ein Staubgefäß erscheinen sollte, ein leerer Platz in der Blüthe übrig bleibt, wie bei den mit den Gesneraceen nahe verwandten Labiaten, wo an der Stelle jenes Staminodiums überhaupt keinerlei Neubildung mehr stattfindet; statt der fünf Staubblätter, auf welche der Bauplan der Blüthe hinweist, sind also nur vier vorhanden, selbst die erste Anlage des fünften (hinteren) unterbleibt ganz, wie Fig. 284 zeigt. Derartige Vorkommnisse rechtfertigen durchaus die Annahme des Abortus auch in solchen Fällen, wo das fehlende Organ nicht erst während der Entwicklung schwindet, sondern von vorn herein ausbleibt, wenn nur die Vergleichung mit den Zahlen- und Stellungsverhältnissen nahe verwandter Pflanzen die Annahme,

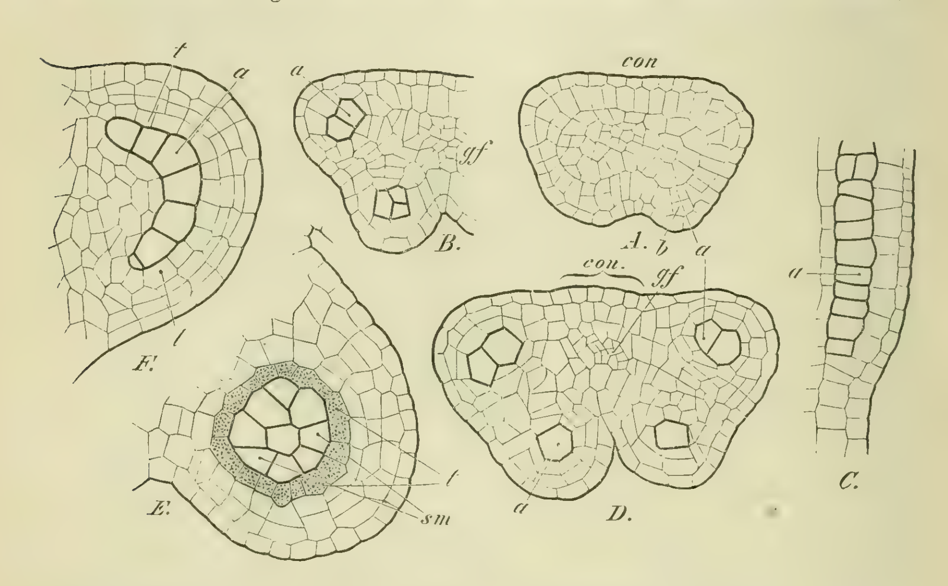


Fig. 286. Entwicklung der Angiospermen-Mikrosporangien (Pollensäcke) nach Warming. *A—D* Doronicum makrophyllum. *A* Querschnitt einer sehr jungen Anthere, bei *a* hat sich eine Zelle des Periblems gespalten in eine innere Zelle *a*, das Archespor, und eine äußere, die Schichtzelle *b*; *con* Connektiv. *B* Querschnitt durch eine Hälfte einer etwas älteren Anthere, das Archespor resp. die aus ihm hervorgehenden Zellen sind mit stärkeren Contouren bezeichnet. *C* Theil eines Längsschnitts in dem das Archespor als Zellreihe erscheint. *D* Querschnitt einer älteren Anthere, die Schichtzellen haben sich gespalten, die inneren Lagen, d. h. die den Archesporien angrenzenden werden zu Tapetenzellen. *E* Ein Mikrosporangium (Pollensack) einer älteren Anthere von Menyanthes trifoliata im Querschnitt, *sm* Pollenmutterzellen (sporogener Zellcomplex) umgeben von den Tapetenzellen (dunkler gehalten); die Antherenwand ist durch Spaltung der Schichtzellen mehrschichtig geworden. *F* Querschnitt durch ein Antherenfach von Mentha aquatica, *a* Archespor, *t* Tapetenzellen.

dass hier etwas ausfällt, rechtfertigt; ihre sichere Basis gewinnt die Annahme eines derartigen Abortus aber erst durch die Descendenztheorie.

Die Zahl der Staubblätter in einer Blüthe beschränkt sich nur selten auf eines oder zwei, gewöhnlich sind sie gleich den Hüllblättern in größerer Zahl vorhanden und dann rosettenförmig, entweder in spiraliger Stellung oder in Quirlen angeordnet. Sind die Hüllblätter spiralig gestellt, so sind es auch gewöhnlich die Staubblätter und ihre Zahl pflegt dann eine sehr beträchtliche und unbestimmte zu sein, wie bei Nymphaea, Magnolia,

Ranunculus, Helleborus, sie kann aber auch in diesem Falle definirt und gering sein.

Viel häufiger sind aber die Staubblätter in einen oder mehrere Quirle geordnet, die dann meist unter sich und mit denen der Hülle gleichzählig sind und alterniren, doch kommen zahlreiche Abweichungen von dieser Regel vor, nicht selten veranlasst durch Abortus einzelner Glieder oder ganzer Quirle, aber auch durch Vermehrung derselben oder durch Superposition consecutiver Quirle; nicht selten treten an Stelle eines einzelnen dicht neben einander zwei oder selbst mehr Staubgefäße auf; Verhältnisse, die nicht selten schwierig zu ermitteln, für die Bestimmung der natürlichen Verwandtschaft aber von großem Werth sind und unten noch näher beleuchtet werden sollen.

5) Entwicklung des Pollens und der Antherenwand[1]). Die hier zunächst folgende Darstellung trifft einstweilen nur die gewöhnlichen Fälle, wo der Pollen in vier Antherenfächern (Loculamenten) entsteht, d. h. also vier Mikrosporangien vorhanden sind, und vereinzelte Körner bildet, welche aus der sich öffnenden Anthere ausfallen; einige der wichtigeren Ausnahmen werden weiter unten noch erwähnt.

Unmittelbar nach dem ersten Sichtbarwerden der Hüllblätter oder des innersten Kreises derselben als rundliche Protuberanzen am Umfang des

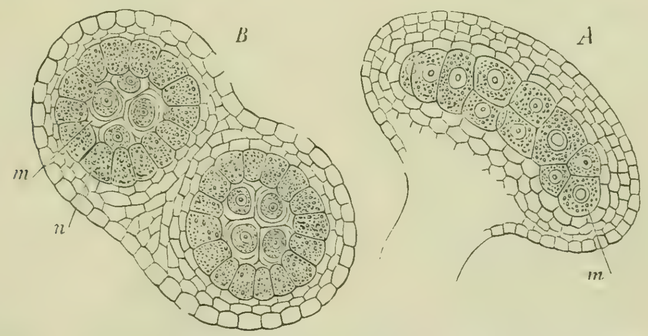


Fig. 287. Althaea rosea: *A* Pollensack von der Seite gesehen, *B* Querschnitt einer Antherenhälfte, die beiden Pollensäcke zeigend; *m* die Pollenmutterzellen, in *A* noch gewebeartig verbunden, in *B* schon in je vier Pollenzellen getheilt; *n* die Tapetenzellen. (Jede Antherenhälfte aus zwei Pollensäcken bestehend, wird hier von einem langen Ast des Filaments getragen).

Blüthenbodens treten die Anlagen der Staubblätter in ähnlicher Form hervor, gewinnen aber meist einen beträchtlichen Vorsprung im Wachsthum vor der Corolle, die nicht selten längere Zeit in einem sehr rudimentären Zustand verweilt. Sehr bald zeigt der aus homogenem Urmeristem bestehende Körper die Umrisse der beiden durch das Connektiv verbundenen

1) Naegeli, Zur Entwicklungsgesch. des Pollens. Zürich 1842; Hofmeister, Neue Beiträge zur Kenntniss der Embryobild. der Phanerog. I. Monocotyl. — Warming, Unters. über pollenbildende Phyllome u. Caulome u. Hanstein, Bot. Abhandl. II. Bd. 1873. — Engler, Beitr. zur Kenntn. der Antherenbildung, Pringsh. Jahrb. X. Bd.

Antherenhälften, das Filament ist dann noch sehr kurz, es wächst auch später noch langsam, um endlich vor dem Aufblühen durch Streckung der Zellen sich rasch zu verlängern. Wenn an der jungen Anthere äußerlich

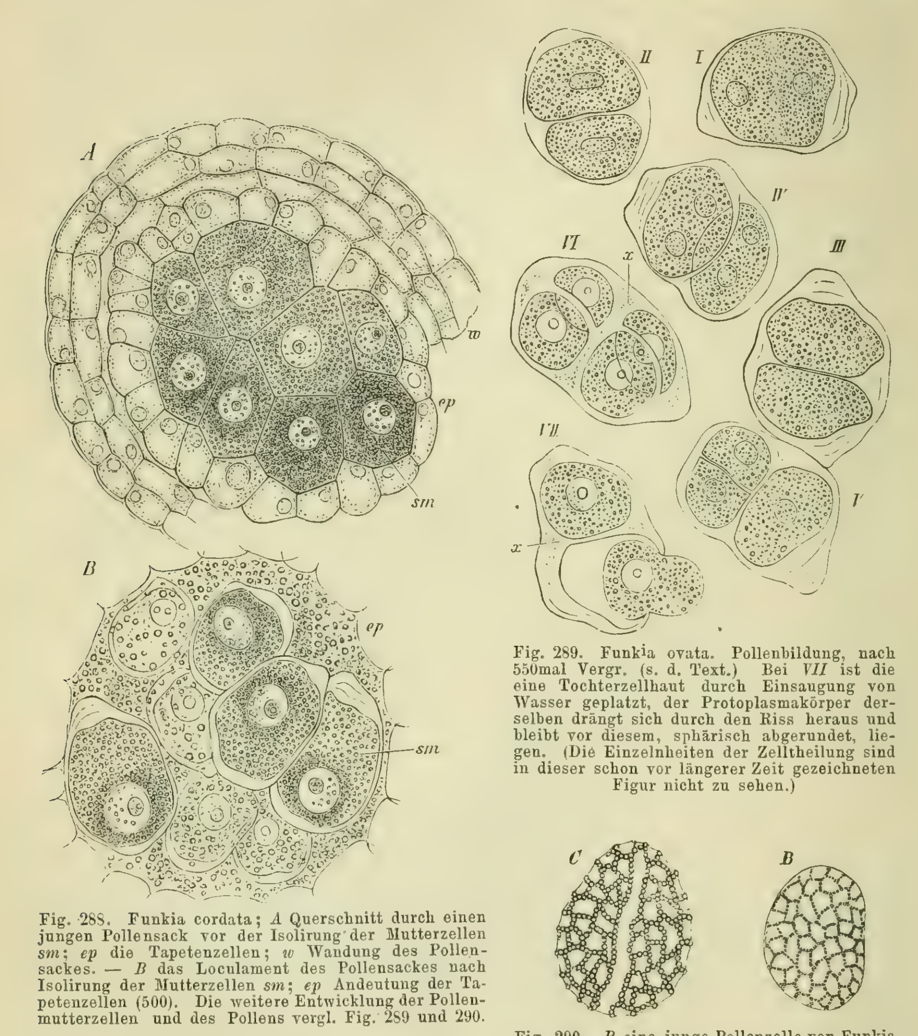


Fig. 288. Funkia cordata; *A* Querschnitt durch einen jungen Pollensack vor der Isolirung der Mutterzellen *sm*; *ep* die Tapetenzellen; *w* Wandung des Pollensackes. — *B* das Loculament des Pollensackes nach Isolirung der Mutterzellen *sm*; *ep* Andeutung der Tapetenzellen (500). Die weitere Entwicklung der Pollenmutterzellen und des Pollens vergl. Fig. 289 und 290.

Fig. 289. Funkia ovata. Pollenbildung, nach 550mal Vergr. (s. d. Text.) Bei *VII* ist die eine Tochterzellhaut durch Einsaugung von Wasser geplatzt, der Protoplasmakörper derselben drängt sich durch den Riss heraus und bleibt vor diesem, sphärisch abgerundet, liegen. (Die Einzelnheiten der Zelltheilung sind in dieser schon vor längerer Zeit gezeichneten Figur nicht zu sehen.)

Fig. 290. *B* eine junge Pollenzelle von Funkia ovata; die nach außen vorspringenden kopfartigen Verdickungen sind noch klein, bei der älteren Pollenzelle *C* größer; sie sind nach netzartig verbundenen Linien angeordnet.

die den vier späteren Pollensäcken entsprechenden Wülste bemerklich zu werden beginnen, so wird auch in jedem dieser letzteren die Differenzirung der Pollenmutterzellen aus dem bisher gleichförmigen Gewebe eingeleitet. Die Entwicklung der Angiospermensporangien stimmt vollständig überein mit der der Sporangien der Gefäßkryptogamen z. B. der Lycopodiaceen.

Die junge Anthere besteht nämlich aus einem kleinzelligen Urmeristem (*A* Fig. 286), aus welchem sich, die Mitte des Connektivs durchziehend, gewöhnlich ein Gefäßbündel ausscheidet, während die äußerste periphe-rische Schicht das Dermatogen oder die junge Epidermis darstellt. Nach Warming's ausführlichen Untersuchungen ist es gewöhnlich nur die unmittelbar unter der Epidermis liegende Gewebeschicht (die äußerste Periblemlage), welche sowohl dem Archespor, wie auch den dieselbe nach außen umgebenden Wandschichten jedes Pollensackes den Ursprung giebt. Innerhalb eines jeden der vier Längswülste nämlich spaltet sich diese unter der Epidermis liegende Schicht in zwei Schichten, deren innerste das Archespor ist. Die Zellen desselben zeichnen sich sehr bald durch beträchtlichere Größe vor denen des umgebenden Gewebes aus und gewöhnlich bilden sie, auf dem Querschnitt der Anthere gesehen, innerhalb der vier Wülste je ein mehrzelliges nach innen concaves Band (Fig. 286 *F*); doch kommt es auch vor, dass der Querschnitt innerhalb jedes Wulstes nur eine Archesporzelle zeigt, dass also in Wirklichkeit nur eine Längsreihe von Archesporzellen in jedem Wulst verläuft (Compositen, Malvaceen Fig. 286 *C*); noch seltener ist es, dass nur einzelne Archesporzellen sich bilden (wie bei den Mimoseen). — Die Archesporzellen theilen sich meist nur sehr sparsam, bis es zur Tetradenbildung kommt; die Zahl der Pollen-Mutterzellen ist daher meist nicht viel größer, als die der Archesporzellen. Doch kann die ursprüngliche, einfache Schicht oder Reihe von Archesporzellen auch durch Theilungen nach allen Richtungen eine mehrschichtige oder cylindrische Masse von Mutterzellen (Fig. 286 *E*) ergeben. — Diejenige Zellschicht, welche, wie oben erwähnt, durch Längsspaltung der auch die Urmutterzellen erzeugenden Schicht zwischen letzterer und der Epidermis gebildet wurde (Schichtzellen), zerfällt nach Warmimg in meist drei Schichten, in welchen radiale, horizontale und tangentiale Theilungen wechseln. Die innerste dieser drei Schichten (Fig. 288 *A ep*, Fig. 287 *B n*), welche durch eine entsprechende Schicht auf der Innenseite der Mutterzellgruppe ergänzt wird, bildet sich zu den Tapetenzellen aus, welche wie bei vielen Gefäßkryptogamen im Verlauf der Entwicklung des Sporangiums aufgelöst wird. Dasselbe Schicksal trifft die nächst äußere Zellschicht, ohne dass diese vorher jenes drüsige Ansehen wie die Tapetenzellen gewinnt; die äußerste der drei genannten Schichten, welche also unmittelbar unter der Epidermis des Antherenfaches liegt, bildet die Schicht »fibröser« Zellen, welche das Aufspringen der Antheren bewirken (Fig. 299 *G* β), und auf die wir unten noch zurückkommen. — Die anfangs dünnwandigen großen Pollenmutterzellen (*sm* Fig. 288 *A*) verdicken ihre Wandungen sehr beträchtlich und gewöhnlich ungleichmäßig (Fig. 288 *B*), die Verdickungsmasse ist meist deutlich geschichtet. Bei vielen Monocotyledonen trennen sich nun die Mutterzellen vollständig, das Loculament erweitert sich, und jene schwimmen einzeln oder in Gruppen zusammenhängend in einer den Hohlraum erfüllenden körnigen Flüs-

sigkeit, wie Fig. 288 *B* zeigt, ein Verhalten, welches lebhaft an die Sporenbildung der Gefäßkryptogamen erinnert. In anderen Fällen jedoch, z. B. bei vielen Dicotyledonen (Tropaeolum, Althaea u. a.), isoliren sich die sehr dickwandigen Mutterzellen nicht, sie erfüllen das Loculament vollständig, können aber gewöhnlich nach Zerreißung der Antherenwand im Wasser aus einander fallen.

Mit der Zellhautverdickung ist eine Abrundung des Protoplasmakörpers verbunden, dessen centraler großer Zellkern sich theilt, wenn die Vorbereitung zur Bildung der Pollenzellen (Mikrosporen) eingeleitet wird. Der letztere Prozess[1]) tritt in zwei Modifikationen auf. In der einen, welche bei den Monocotyledonen die häufigste ist, folgt der Kerntheilung der Pollenmutterzelle die Bildung einer Zellwand zwischen den beiden Tochterkernen, so dass nun also die Pollenmutterzelle in zwei neben einander liegende Zellen abgetrennt ist (Fig. 289). Indem sich in jeder derselben die Zweitheilung wiederholt, sind die vier »Specialmutterzellen« gebildet, deren Inhalt je zu einem »Pollenkorn« (Mikrospore) wird. — Bei den meisten Dicotyledonen ist der Vorgang ein etwas anderer: auf die Theilung der Pollenmutterzelle folgt nicht die Bildung einer festen Cellulosewand, sondern die Tochterkerne theilen sich sofort wieder in gekreuzten Ebenen. Die vier so gebildeten Zellkerne nehmen nun eine Lage zu einander an, die den Ecken eines Tetraeders entspricht, und jetzt erst treten nun auch feste Wände auf, welche die Mutterzelle in vier tedraedrisch gelagerte Tochterzellen abtheilen. Es treten zuerst leistenförmige Vorsprünge (vgl. Fig. 291 *A*, *D*) an der Innenwand der Pollenmutterzelle auf, welche den Zellplatten zwischen den vier Kernen entsprechen. Diesen Vorsprüngen setzen sich die nun sehr rasch auftretenden Trennungswände zwischen den einzelnen Zellen an. Die viergetheilte Pollenmutterzelle wird als Tetrade bezeichnet.

Um jede Theilzelle der Tetrade differenzirt sich die Hautmasse in concentrische Schichtensysteme (die sogen. Specialmutterzellen), die von gemeinsamen, die ganze Tetrade umlaufenden Schichten umhüllt werden (Fig. 291 *E*, 294); liegen die Tetraden einige Zeit im Wasser, so platzen häufig die Schichtencomplexe, die Protoplasmakörper der jungen Pollenzellen werden durch den Riss hinausgestoßen und runden sich sphärisch ab (Fig. 289 *VII* und Fig. 291 *F*, *G*). Bald nach der Umbildung der Pollenmutterzelle zu einer Tetrade umkleidet sich jeder Protoplasmakörper mit einer neuen anfangs sehr dünnen Zellhaut, welche mit der innersten Schicht des Complexes nicht zusammenhängt, wie ihre Ablösung durch Contraktion in Alkohol deutlich zeigt; dies ist die eigentliche Pollenzellhaut, die sich nun rasch verdickt, sich in eine äußere cuticularisirte und eine innere reine Zellstoffschale, die Exine und Intine, differenzirt; jene bedeckt sich auf ihrer Außenseite mit Stacheln (Fig. 294 *ph*), Warzen (Fig. 300), Leisten,

---

1) Vgl. STRASBURGER, Zellbildung und Zelltheilung, III. Aufl. Jena 1880, p. 130 ff.

Kämmen u. s. w., während diese oft an bestimmten Stellen beträchtliche nach innen vorspringende Verdickungen bildet (Fig. 294 *v*), die später bei der Bildung des Pollenschlauchs sich betheiligen. Während dieser Vorgänge lösen sich nun die Schichtencomplexe der Tetrade langsam auf, indem ihre Substanz verschleimt und ihre Form endlich verschwindet; es kann ihre Desorganisation im Inneren der Mutterzellhaut (wie bei Fig. 289 *VII*, *x*) oder außen an derselben (Fig. 294 *sg*) beginnen. Durch die Auflösung des Gehäuses, in welchem die jungen Pollenzellen bisher eingeschlossen waren, werden sie nun frei, sie fallen aus einander und schwimmen in der das Antherenfach ausfüllenden körnigen Flüssigkeit, innerhalb welcher sie ihre definitive Ausbildung und Größe erlangen, wobei die erwähnte Flüssigkeit verbraucht wird, so dass schließlich die reifen Pollenkörner als staubartige Masse den Raum des Antherenfaches erfüllen.

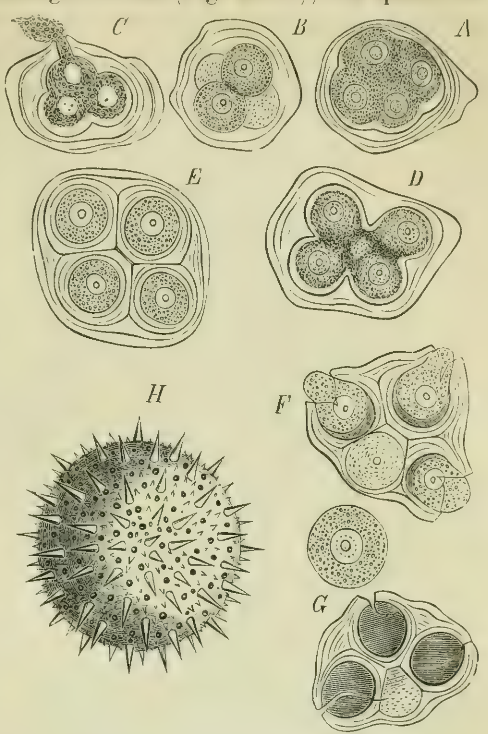


Fig. 291. Althaea rosea; Viertheilung der Pollenmutterzellen *A*—*E*; bei *F* und *G* eine Tetrade, deren Specialmutterzellhäute unter Einfluss des Wassers platzen und die Protoplasmakörper der jungen Pollenzellen austreten lassen. *H* ein ausgewachsenes Pollenkorn von außen gesehen bei gleicher Vergr.

Im reifen Pollenkorn (Mikrospore) der Angiospermen finden, wie Strasburger neuerdings entdeckt hat[1]), ähnliche Vorgänge statt, wie in dem der Gymnospermen. Es wird nämlich die Pollenzelle unmittelbar nach ihrer

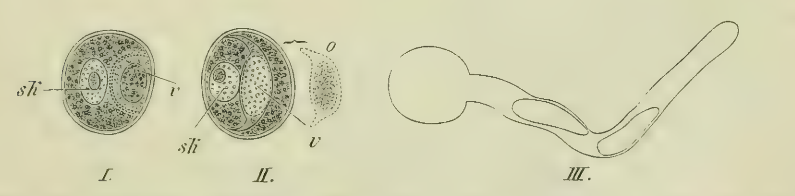


Fig. 292. Leucojum aestivum; Pollenkörner (Mikrosporen) mit vegetativen Zellen nach Elfving. Vergr. 400mal. Bei *I* Pollenkorn nach der Theilung in die vegetative Zelle (*v*) und die größere mit dem Kerne *sk*. Bei *II* hat sich die vegetative Zelle losgelöst, bei *o* die vegetative Zelle nach Behandlung mit Osmiumsäure. *III* ein Pollenkorn welches einen Schlauch getrieben hat (Inhalt nicht gezeichnet), die beiden Kerne sind einander gleich.

1) Strasburger, Über Befruchtung und Zelltheilung, Jena 1878. — Elfving, Studien über die Pollenkörner der Angiospermen Jen. Zeitschr. für Naturw. Bd. XIII. (N. F.

Bildung oder später, aber immer vor der Bestäubung in zwei Zellen zerlegt, eine größere und eine kleinere »vegetative« (*v* Fig. 292) d. h. Prothalliumzelle, welch letztere durch Theilungen sich in einen 2—3 zelligen Gewebekörper umwandeln kann, meist aber einfach bleibt. Die vegetative Zelle ist von der großen Zelle nur durch eine Wand von Hautplasma getrennt, die bald resorbirt wird, in vereinzelten Fällen finden sich auch resistentere (Cellulose?-)Membranen. Der Pollenschlauch wird, wie bei den Gymnospermen, von der großen Zelle gebildet, und zuweilen betheiligt sich die vegetative Zelle resp. die vegetativen Zellen an diesem Vorgang überhaupt nicht, sondern es wandert nur der Inhalt der großen Zelle in den Schlauch ein. Gewöhnlich aber wird, wie erwähnt, die Wand resp. Wandschicht zwischen der kleinen (vegetativen, Prothallium-) Zelle und der großen resorbirt, die erstere löst sich von der Innenwand des Pollenkornes ab, wobei sie eigenthümlich spindel- oder halbmondförmig erscheint (Fig. 292 *II*), was wir, wohl bereits als einen Rückbildungsprozess auffassen dürfen. Die freischwimmende vegetative Zelle kann sich noch theilen, und die so gebildeten Zellen wandern auch in den Pollenschlauch ein, wo sie aufgelöst werden. — Der Vorgang der Bildung von vegetativen Zellen im Pollenkorn ist also derselbe wie bei den Gymnospermen, nur dass die vegetativen Zellen von den schlauchtreibenden nicht mehr oder doch selten durch feste Cellulosewände abgegrenzt sind, wodurch dann die eben erwähnten kleinen Complikationen entstehen.



Fig. 293. Cucurbita pepo. *A* ein schlauchtreibendes Pollenkorn, das seinen Schlauch (*sp*) in eine Narbenpapille *np* hineintreibt. Die Intine ist an bestimmten Stellen sehr verdickt (*B*, *i*); auf jeder Verdickungsmasse bildet die Exine einen runden Deckel (*d*); wenn das Korn sich zur Keimung vorbereitet, so quellen die dicken Schichten der Intine sich ausstülpend heraus, und heben die Deckelstücke der Exine ab. Aus einer oder zweien dieser Verdickungsmassen bilden sich Pollenschläuche (550).

Bd. VI.). — Über die äußeren Verhältn. vgl. SCHACHT, in Jahrb. f. wiss. Bot. II. 149; LÜRSSEN, ebenda VII. p. 34.

Der Pollenschlauch ist eine Ausstülpung der Intine, welche die Exine an meist bestimmten, vorgebildeten Stellen durchbricht; nicht selten sind solcher Austrittsstellen mehrere oder selbst sehr zahlreiche (Fig. 296 *a*, 297 *o*) vorhanden und die Möglichkeit zur Bildung eben so vieler Pollenschläuche aus einem Korn gegeben, doch wächst meist nur einer kräftig fort, um die Befruchtung zu vermitteln. Abgesehen von der erwähnten Skulptur der Exine selbst hängt die äußere Form und Hautstruktur der Pollenkörner vorwiegend davon ab, wie viele Austrittsstellen und in welcher Anordnung sie sich bilden, ob die Exine an diesen Stellen bloß dünner ist und die Intine hier warzenartig vortritt (Fig. 296), oder ob sich hier rundliche Stücke derselben wie Deckel ablösen (Cucurbitaceen Fig. 293, Passiflora), oder ob sie durch spiralige Risse sich in Bänder spaltet, wie bei Thunbergia (Fig. 295) u. s. w. An den Austrittstellen ist die Intine meist dicker, oft bildet sie hier halbkugelige Protuberanzen, die bei der Bildung des Pollenschlauchs das erste Material liefern (Fig. 296 *i*), oder die Exine bildet nur dünnere Längsstreifen, die sich am trockenen Pollenkorn einfalten (Gladiolus, Yucca, Helleborus u. a.). — Häufig ist die Intine auch gleichmäßig und continuirlich verdickt, wie bei Canna, Strelitzia, Musa, Persea, und in diesem Falle scheinen (nach SCHACHT) bestimmte Austrittsstellen für den Pollenschlauch nicht vorgebildet. Die Zahl

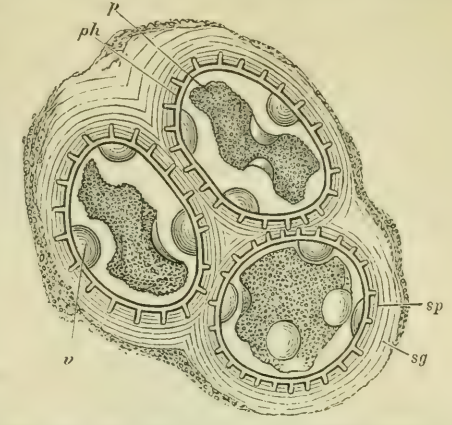


Fig. 294. Pollenmutterzelle von Cucurbita Pepo: *sg* die in Auflösung begriffenen äußeren gemeinsamen Schichten der Mutterzelle, *sp* die sog. Specialmutterzellen, bestehend aus Schichtencomplexen der Mutterzelle, welche die jungen Pollenzellen umgeben; auch sie werden später aufgelöst; *ph* die Haut der Pollenzelle, ihre Stacheln wachsen nach außen und durchbohren die Specialmutterzelle; *v* halbkugelige Zellstoffablagerungen an der Pollenzellhaut, aus denen sich später die Pollenschläuche bilden; *p* der contrahirte Protoplasmakörper der Pollenzelle (das Präparat war durch Zerschneiden einer seit Monaten in absolutem Alkohol liegenden Anthere gewonnen) (550).

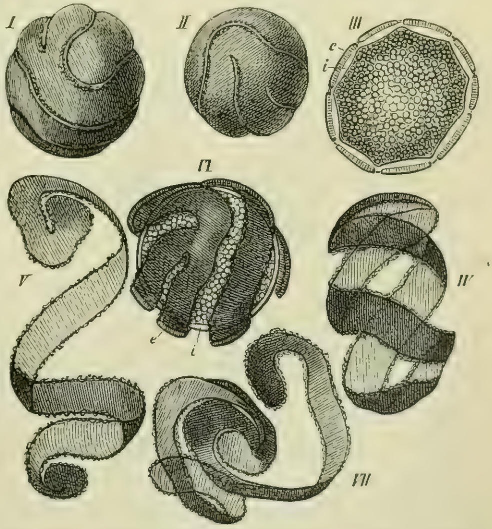


Fig. 295. Pollen von Thunbergia alata: *I* und *II* in concentrirter Schwefelsäure, *IV*, *V*, *VII* ebenso nach Auflösung der Intine, *III* in Chlorzinkjodlösung, optischer Durchschnitt, *VI* in starker Kalilösung. *e* Exine, *i* Intine. Die Spalten der Exine entstehen offenbar durch nachträgliche innere Differenzirung.

der eigenthümlich organisirten Austrittstellen ist bei jeder Pflanzenart, oft bei ganzen Gattungen und Familien bestimmt: eine bei der Mehrzahl der Monocotylen und wenigen Dicotylen; zwei bei Ficus, Justicia u. a.; drei bei den Onagrarieen, Proteaceen, Cupuliferen, Geraniaceen, Compositen, Borragineen; vier bis sechs bei Impatiens, Astrapaea, Alnus, Carpinus; viele bei den Convolvulaceen, Malvaceen, Alsineen u. a. (SCHACHT l. c.). — Die Exine ist seltener glatt, meist auf der Außenseite mit den erwähnten Skulpturen besetzt. Ist sie sehr dick, so lässt sie nicht selten Schichten von verschiedener Struktur und Consistenz erkennen, und zuweilen treten in radialer Richtung, die Dicke der Exine durchsetzend, Differenzirungen auf (Fig. 297),

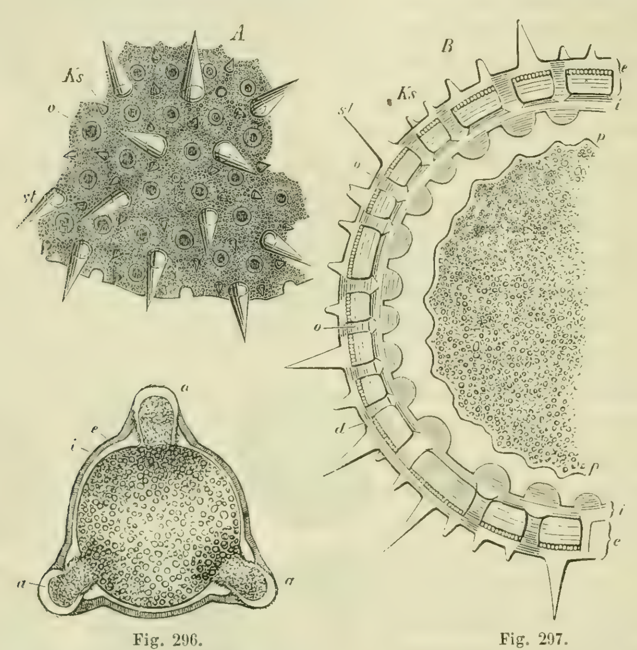


Fig. 296. Fig. 297.

Fig. 296. Pollenkorn von Epilobium angustifolium im optischen Durchschnitt; *aaa* die Austrittsstellen für die Intine *i*, die dort verdickt ist, während sich die Exine *e* daselbst verdünnt (590).

Fig. 297. Pollenkorn von Althaea rosea: *A* ein Stück der Exine von außen gesehen, *B* die Hälfte eines sehr dünnen äquatorialen Durchschnitts des Korns; *st* große Stacheln, *Ks* kleine Stacheln der Exine, *o* Löcher der Exine, *e* die Exine, *i* die Intine; *p* der Protoplasmakörper des Pollenkorns von der Intine zurückgezogen (800).

die ihr manchmal das Ansehen geben, als ob sie aus stabförmigen, prismatischen Stücken oder wabenartig verbundenen Lamellen u. s. w. bestände, Strukturverhältnisse, welche an die des Exosporiums der Marsiliaceen erinnern. — Der Inhalt des reifen Pollenkorns, die Fovilla der älteren Botaniker, besteht gewöhnlich aus dichtem, grobkörnigem Protoplasma, in welchem Stärkekörnchen und Oeltröpfchen sich nachweisen lassen; platzt das Korn im Wasser, so tritt die Fovilla in schleimig cohärenten, oft darmartig gewundenen Massen hervor. — Auf der Oberfläche der Exine findet sich

häufig gelb oder anders gefärbtes Oel, oft in deutlichen Tröpfchen, welches den Pollen klebrig, für die Übertragung durch Insekten von Blüthe zu Blüthe geeignet macht, nur in ziemlich seltenen Fällen ist er ganz trocken und staubig, wie bei Urticaceen und vielen Gräsern, wo er aus den Antheren hinausgeschleudert wird oder einfach hinabfällt.

Wenn die Pollenkörner sich der Reife nähern und die Blüthenknospe sich zum Aufblühen vorbereitet, dann bildet sich auch die Wandung der Antherenfächer weiter aus[1]. Die äußere Zellschicht (Epidermis) bleibt immer glattwandig (s. Fig. 299 unten), die inneren Schichten (das Endothecium) sind ebenfalls glatt, wenn die Anthere nicht aufspringt; bilden sich dagegen Klappen (wie bei Fig. 273 *k*), so sind an diesen allein die inneren Zellschichten mit Verdickungsbändern besetzt (fibrös), während da, wo die Antherenfächer längs aufspringen, ihr Endothecium überall fibröse Zellen enthält; meist ist nur eine solche Schicht vorhanden, zuweilen mehrere, bei Agave americana sogar 8—12. — Die nach innen protuberirenden Verdickungsbänder der fibrösen Zellen fehlen meist auf der Außenwand derselben, an den Seitenwänden sind sie gewöhnlich senkrecht zur Oberfläche des Faches, auf der Innenwand der Zellen verlaufen sie quer und sind hier netzartig oder sternförmig verbunden. — Indem sich beim Austrocknen der reifen Antherenwandung die Epidermiszellen stärker als die mit Verdickungsbändern versehenen des Endotheciums zusammenziehen, üben sie einen Zug, der die Antherenwand nach außen concav zu machen und sie an der schwächsten Stelle zu zerreißen strebt. Die Art, wie die Pollensäcke sich öffnen, ist sehr verschieden und steht immer mit den übrigen in der Blüthe getroffenen Einrichtungen zum Zweck der Bestäubung durch Insekten oder ohne diese in nächster Beziehung; bald bildet sich nur ein kurzer Riss am Scheitel jeder Antherenhälfte, wie bei Solanum, den Ericaceen (Fig. 274), durch den sich der Pollen beider benachbarter Fächer entleert, oder, und dies ist der häufigste Fall, die Wandung reißt in der Rinne zwischen den beiden Fächern (der Sutur) der Länge nach auf, indem zugleich das diese trennende Gewebe mehr oder

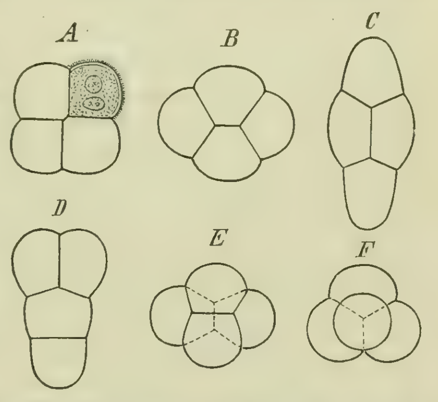


Fig. 298. Pollentetrade von Neottia nidus avis (einer Orchidee). Die Anordnung von vier Theilzellen ist eine sehr verschiedene, je nach der Gestalt, welche die Pollenmutterzelle vor der Theilung hatte. Bei *A* ist in der Zelle rechts der Inhalt gezeichnet, er enthält zwei Kerne, deren einer der »vegetativen« Zelle angehört.

1) Vergl. H. v. Mohl: Verm. Schriften, p. 62. — Purkyne: De cellulis antherarum fibrosis, Vratislaviae 1830.

weniger zerstört wird und somit beide Fächer durch den Längsriss gleichzeitig geöffnet werden (Fig. 299), was zu der sonderbaren Benennung derartiger Antheren als zweifächeriger Veranlassung gab; sie müssen aber, wenn die Nomenclatur einen wissenschaftlichen Sinn haben soll, vierfächerig genannt werden, im Gegensatz zu den wirklich zweifächerigen der Asclepiadeen und den achtfächerigen vieler Mimoseen. Zuweilen öffnet sich die Antherenhälfte auch am Scheitel durch einen Porus, der einfach durch Zerstörung einer kleinen Gewebepartie an dieser Stelle entsteht (HOFMEISTER). Uebrigens fehlt es an einer ausführlichen und vergleichenden Bearbeitung dieser physiologisch sehr wichtigen und höchst verschiedenen Vorgänge, und hier mag nur noch hervorgehoben werden, dass die Systematik Werth darauf legt, ob sich die Antherenhälften nach innen (gegen das Gynaeceum) oder nach außen öffnen, was indessen von der Lage der Pollensäcke auf der Innen- oder Außenseite des Trägers abhängt.

In mehreren Familien der Mono- und Dicotylen kommen mehr oder minder beträchtliche Abweichungen[1]) von dem oben geschilderten Entwicklungsgang des Pollens und seiner endlichen Struktur vor. Najas und Zostera weichen nur in sofern ab, als die Wandverdickung der Mutterzellen unterbleibt und auch die Pollenzellen selbst sehr dünnwandig sind, die letzteren gewinnen bei Zostera ein sehr fremdartiges Aussehen dadurch, dass sie statt der gewöhnlichen gerundeten Form die langer, dünner, parallel neben einander in der Anthere liegender Schläuche annehmen. Beträchtlicher sind die Abweichungen bei der Bildung der zusammengesetzten Pollenkörner; sie kommen dadurch zu Stande, dass entweder nur die vier Tochterzellen (Pollenzellen) einer Mutterzelle mehr oder minder innig vereinigt bleiben, wie die Pollentetraden (Vierlingskörner) mancher Orchideen Fig. 298, von Fourcroya, Typha, Anona, Rhododendron, oder es bleiben die sämmtlichen Nachkommen einer Urmutterzelle ungetrennt und bilden eine Pollenmasse von 8, 12, 16, 32, 64 mit einander verbundenen Pollenzellen, wie bei vielen Mimosen und Acacien[2]); in diesen Fällen ist die Cuticula (Exine) auf der freien Außenseite der am Umfang der Masse liegenden Theilkörner stärker entwickelt und überzieht das Ganze als continuirliche Haut, von der aus nach innen, zwischen den einzelnen Zellen, nur dünne Leisten derselben sich einziehen. Bei den verschiedenen Abtheilungen der Orchideen kommen alle Abstufungen von den gewöhnlichen vereinzelten Pollen-

---

1) Vergl. bezüglich des Folgenden: HOFMEISTER's neue Beiträge. II. Abh. der K. Sächs. Ges. VII. Ferner REICHENBACH, De pollinis archidearum genesi Leipzig 1852 und ROSANOFF: Über den Pollen der Mimoseen in Jahrbuch für wiss. Bot. VI. 441.

2) Die Antheren sind bei vielen Mimoseen achtfächerig, bei andern kommen noch mehr Fächer vor (vgl. ENGLER a. a. O.) Auch bei Onagraceen (Gaura u. a.) finden wir mehr als vier Fächer, ein Verhalten, das noch nähere entwicklungsgeschichtliche Prüfung verdient. Die Antherenfächer der mehrfächerigen Mimoseen-Stämme sind gefüllt mit 8, 16 oder 32 zelligen etc. Gruppen, die aus einer Urmutterzelle entstanden sind.

körnern der Cypripedien durch die Vierlingskörner der Neottien (Fig. 298) bis zu den Ophrydeen vor, wo die sämmtlichen aus je einer Urmutterzelle entstandenen Pollenzellen vereinigt bleiben und so in einem Antherenfach zahlreiche Pollenmassen (massulae) liegen, und endlich bis zu den Pollinarien der Ceriorchideen, wo sämmtliche Pollenkörner eines Antherenfachs in parenchymatischem Verbande bleiben; hier wie bei den Asclepiadeen mit nur zweifächeriger Anthere, wo die Pollenkörner jedes Faches durch eine wachsartige Substanz fest verbunden sind, findet der Natur der Sache nach keine Verstäubung des Pollens, auch kein freiwilliges Ausfallen der Pollenmassen aus den Antheren statt, sondern ganz besondere Einrichtungen der Blüthentheile bewirken es, dass die honigsuchenden Insekten die Pollinarien oder unter sich verklebten Pollenmassen aus den Antherenfächern herausziehen und an der Narbe anderer Blüthen derselben Species wieder abstreifen.

6) Der weibliche Geschlechtsapparat [das Gynaeceum[1])] der Angiospermenblüthe besteht aus einem oder mehreren geschlossenen Gehäusen, in denen die Samenknospen sich bilden; der untere, hohle, aufgeschwollene Theil jedes einzelnen Samengehäuses, der die Samenknospen umschließt, wird Fruchtknoten (Germen, Ovarium) genannt; der Ort oder die Gewebemasse, aus der Samenknospen im Fruchtknoten unmittelbar entspringen, ist eine Placenta. Oberhalb des Fruchtknotens verengt sich das Samengehäuse in ein oder mehrere dünne stielartige Gebilde, Griffel (Stilus), welche die Narben (Stigmata) tragen; es sind dies drüsige Anschwellungen oder Ausbreitungen von verschiedener Form, welche den auf sie übertragenen Pollen festhalten und durch die von ihnen abgeschiedene Narbenfeuchtigkeit zum Austreiben der Pollenschläuche veranlassen.

Das Gynaeceum ist immer das Schlussgebilde der Blüthe. Bei hinreichend verlängerter Blüthenaxe nimmt es den höchsten Theil derselben ein, ist jene flach, tellerartig ausgebreitet, so steht es im Centrum der Blüthe, ist sie ausgehöhlt, becherförmig, so steht das Gynaeceum in der Tiefe der Höhlung, in deren Centrum der Scheitelpunkt der Blüthenaxe liegt; im Diagramm der Blüthe (Fig. 299 *I*, *B*), wo jeder äußere Kreis einen genetisch tieferen, jeder weiter innen liegende einen morphologisch höheren Querschnitt repräsentirt, erscheint das Gynaeceum daher immer als das innerste, centrale Gebilde der Blüthe, indem die longitudinalen Verschiebungen an der Blüthenaxe bei der Construktion des Diagramms beseitigt werden.

Erhebt sich der Axentheil der Blüthe (Blüthenboden, Torus, Receptaculum) im Centrum so weit, dass die Basis des Gynaeceums deutlich oberhalb der Stamina oder wenigstens in der Mitte des Androeceums liegt, so

1) Man vgl. darüber die in einigen wesentlichen Punkten abweichenden Ansichten Payer's (organogénie de la fleur pag. 725.)

wird das Perianthium und Androeceum (oder auch die ganze Blüthe) hypogynisch genannt, der Fruchtknoten heißt in diesem Fall oberständig (Fig. 299); ist dagegen der Blüthenboden napfartig oder becherförmig ausgehöhlt, trägt er auf dem ringförmigen Rande das Perianth und die Staubfäden, während in seiner Tiefe das Gynaeceum entspringt (Fig. 301 *A*), so heißt die Blüthe perigynisch: es leuchtet ein, dass zwischen den ausgeprägt hypo- und perigynischen Blüthen Mittelformen möglich sind, die in der That häufig (zumal bei den Rosifloren) vorkommen. — In diesen beiden Blüthenformen ist das Gynaeceum frei, das Receptaculum bethei-

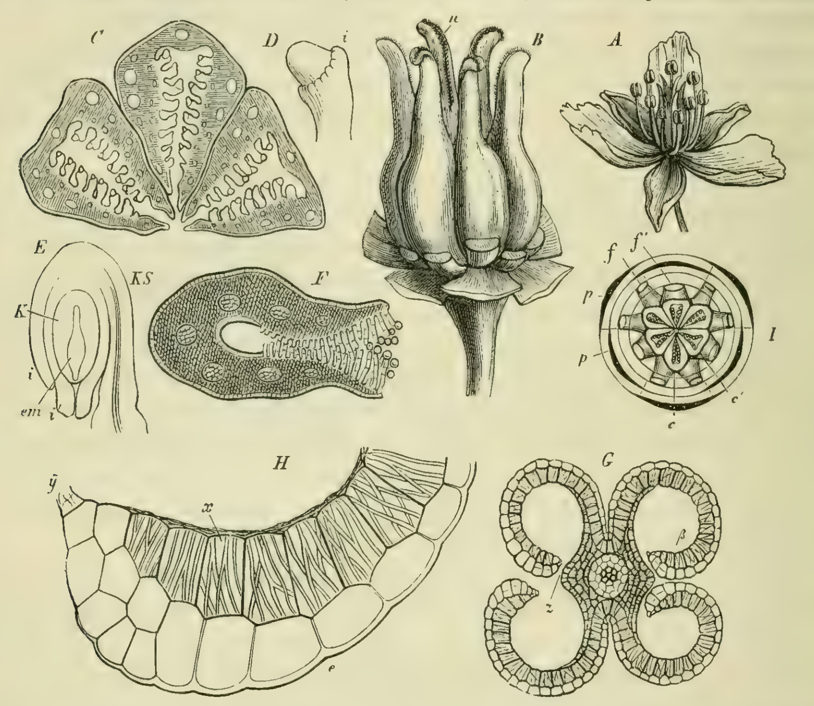
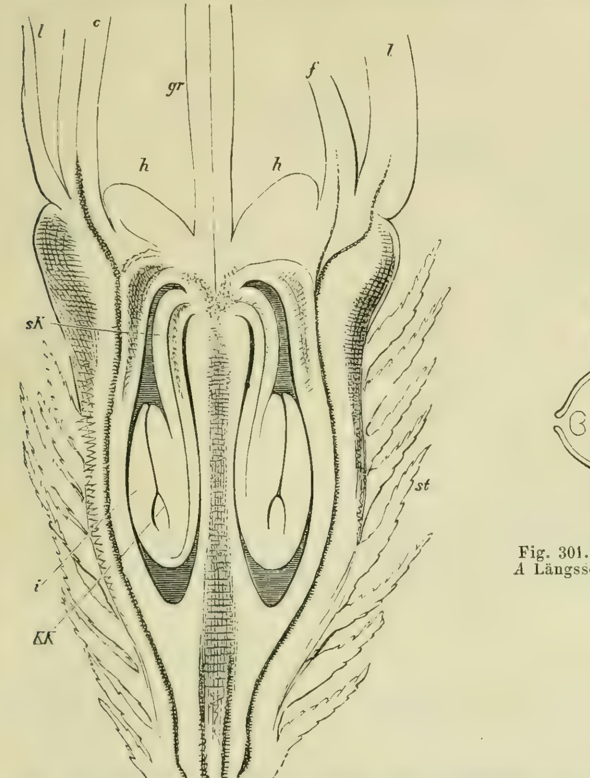


Fig. 299. Butomus umbellatus: *A* Blüthe in natürl. Gr. — *B* das Gynaeceum nach Wegnahme des Perigons und der Staubblätter vergr.; *n* die Narben. — *C* Querschnitt durch drei der monomeren Fruchtknoten, jedes Carpell auf der Innenseite mit zahlreichen Samenknospen besetzt. — *D* eine junge Samenknospe, *E* eine solche unmittelbar vor der Befruchtung; *ii* die Integumente, *K* Knospenkern (Nucellus), *KS* die Raphe, *em* der Embryosack. — *F* Querschnitt durch den Narbentheil eines Carpells stärker vergr.; an den Narbenhaaren hängen Pollenkörner. — *G* Querschnitt einer Anthere; sie ist vierfächerig, die Ablösung der Klappen β bei z findet aber so statt, dass sie dann zweifächerig erscheint. — *H* Theil einer Klappe der Anthere (entsprechend β in *G*); *y* die Stelle, wo sie sich vom Connektiv abgelöst hat, *e* die Epidermis, *x* die fibröse Zellschicht (Endothecium). — *I* das Diagramm der ganzen Blüthe: das Perigon *pp* besteht aus zwei alternirenden dreigliedrigen Wirteln, das Androeceum ebenfalls, die Staubblätter des äußeren Wirtels sind aber doppelt (*f*), die des inneren f' einfach und dicker. Auch das Gynaeceum besteht aus zwei dreizähligen Quirlen, einem äußeren *c* und einem inneren c'. Es sind also sechs alternirende dreigliedrige Wirtel mit Verdoppelung der Glieder im ersten Staubblattwirtel vorhanden.

ligt sich nicht an der Bildung der Fruchtknotenwand, obgleich es bei manchen perigynischen Blüthen (z. B. Pyrus, Rosa) äußerlich zuweilen so aussieht. — Epigynisch ist endlich die Blüthe, wenn sie einen wirklich unterständigen Fruchtknoten (Ovarium inferum) besitzt; der letztere unterscheidet sich aber von dem in das Receptaculum der perigynischen Blüthe

eingesenkten dadurch, dass seine Wandung von dem becherförmig oder sogar lang schlauchförmig ausgehöhlten Blüthenboden selbst gebildet wird, während die Fruchtblätter (Carpelle), welche bei dem freien oberständigen Fruchtknoten die ganze Wandung bilden, hier (gleich dem Perianth und dem Androeceum) aus dem Rande des hohlen Receptaculums entspringen



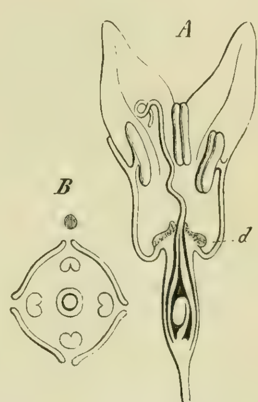


Fig. 301. Blüthe von Elaeagnus fusca; *A* Längsschnitt, *d* Discus, *B* Diagramm.

Fig. 300. Längsdurchschnitt des unterständigen Fruchtknotens von Eryngium campestre; *l* Sepala, *c* Corolle, *f* Filament, *gr* Griffel, *h* Discus; *KK* Kern der Samenknospe, *i* Integument, *st* Stacheln.

und die Höhlung nur oben verschließen, um sich dann als Griffel zu erheben und die Narben zu tragen (Fig. 300). Auch zwischen dem oberständigen Fruchtknoten hypogynischer und dem unterständigen epigynischer Blüthen sind Übergangsformen nicht selten; der Fruchtknoten kann z. B. in seiner unteren Hälfte von Receptaculum in seiner oberen von den verwachsenen Fruchtblättern gebildet sein; derartige Übergänge finden sich zumal bei den Saxifragen.

Bildet das Gynaeceum einer Blüthe nur einen Fruchtknoten, so entsteht auch nur eine Frucht, und die Blüthe kann dann als einfrüchtig, monokarpisch (Fig. 300, 301) bezeichnet werden im Gegensatz zu den polykarpischen Blüthen, deren Gynaeceum mehrere isolirte Fruchtknoten und aus diesen ebenso viele oder weniger Früchte bildet (Fig. 299).

Das Verständniss der verschiedenen Formen des Gynaeceums wird erleichtert, wenn wir die Hauptformen gesondert betrachten; ich unterscheide für den vorliegenden Zweck:

I. Das oberständige Gynaeceum (Blüthe hypo- oder perigynisch.)

A) die Samenknospen entspringen aus den Carpellen selbst:

a) monomere Fruchtknoten:

α) nur einer in einer Blüthe,

β) zwei oder mehr in einer Blüthe.

b) ein polymerer Fruchtknoten in der Blüthe:

γ) dieser ist einfächerig oder

δ) mehrfächerig.

B) Die Samenknospen entspringen aus der Blüthenaxe im Inneren des Fruchtknotens:

ε) Samenknospe terminal (nur eine),

ζ) Samenknospe seitlich an der Axe (eine oder mehrere).

II. Das unterständige Gynaeceum (Blüthe epigynisch).

C) mit wandständigen Samenknospen:

η) einfächerig,

ϑ) mehrfächerig.

D) mit axenständigen Samenknospen:

ι) eine Samenknospe terminal am Axenende,

κ) seitliche Samenknospe (eine oder mehrere).

Das oberständige Gynaeceum wird wesentlich von einer eigenthümlichen Blattformation, den Fruchtblättern oder Carpellen, gebildet, welche meist auch die Samenknospen erzeugen; diese entspringen gewöhnlich aus den Rändern der Fruchtblätter, wie bei Fig. 302, nicht selten aber auch auf der ganzen Innenfläche, wie bei Fig. 299 *C*. Der Fruchtknoten ist monomer, wenn er nur von einem Carpell gebildet wird, dessen Ränder, unter concaver Einkrümmung der Ober- oder Innenseite, sich dicht zusammenlegen und verwachsen, so dass der Mittelnerv am Rücken hinläuft, während ihm gegenüber die Samenknospen, wenn sie randständig sind, eine Doppelreihe bilden; doch können die eingeschlagenen Ränder des Fruchtblattes, zu dickeren Placenten anschwellend (wie in Fig. 303), auch zahlreichere Reihen von Samenknospen erzeugen, und andrerseits beschränkt sich die Zahl derselben nicht selten nur auf zwei (Amygdalus). In monokarpen Blüthen findet sich nun bloß ein solches Fruchtblatt, wie bei Fig. 301 und 302, in polykarpen können deren zwei, drei oder mehr, selbst sehr viele auftreten; ist ihre Zahl zwei, drei oder fünf, so stehen sie gewöhnlich in einem Quirl, sind ihrer vier, sechs oder zehn vor-

handen, so ordnen sie sich gewöhnlich in zwei alternirende Kreise (vergl. Fig. 299 *B*, *I*); wenn die Zahl der monomeren Fruchtknoten in einer Blüthe beträchtlich wird, wie bei den Ranunculaceen, Magnolien u. a., so verlängert sich gewöhnlich auch der sie tragende Axentheil (sehr bedeutend z. B. bei Myosurus), und ihre Anordnung wird eine schraubige. Der monomere Fruchtknoten ist seiner Anlage nach immer einfächerig, doch kann er

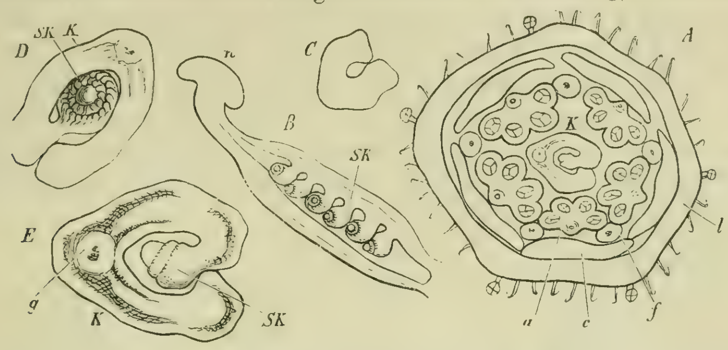


Fig. 302. Phaseolus vulgaris: *A* Querschnitt der Blüthenknospe: *l* Kelchröhre, *c* Corolle, *f* Filamente der äußeren, *a* Antheren des inneren Staubblattkreises, *k* Carpell. — *B* Längsschnitt des Carpells mit den Samenknospen *sk* und der Narbe *n*. — *C*, *D*, *E* Querschnitte verschieden alter Carpelle, *SK* deren randständige Samenknospen, *g* Mittelnerv des Carpells.

nachträglich auch mehrfächerig werden, indem durch Wucherung der Innenseite des Carpells Leisten entstehen, welche den Hohlraum der Länge nach (wie bei Astragalus), oder der Quere nach (wie bei Cassia fistula) in Fächer theilen. Dergleichen Fruchtknoten können als monomere mit falschen Fächern (Loculis spuriis) unterschieden, sie dürfen aber nicht als polymere bezeichnet werden.

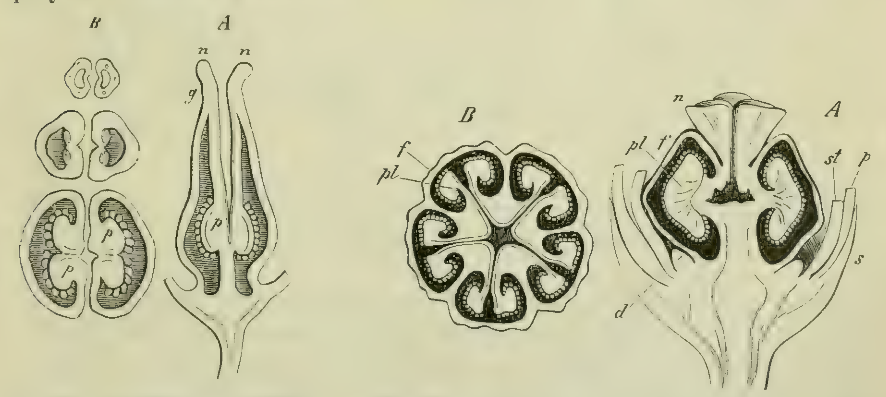


Fig. 303. Gynaeceum von Saxifraga cordifolia; *A* im Längsschnitt (*g* Griffel, *n* Narbe), *B* Querschnitte in verschiedenen Höhen (*p* Placenten).

Fig. 304. Gynaeceum von Pyrola umbellata; *A* im Längsschnitt (*s* Sepala, *p* Petala, *st* Filamente der Stamina, *f* Fruchtknoten, *n* Narbe, *d* Nektardrüsen); *B* Querschnitt durch den Fruchtknoten, dessen Wandung *f* ist; *pl* die Placenten.

Entsteht ein polymerer Fruchtknoten, so vereinigen sich zu seiner Bildung immer sämmtliche Carpelle der Blüthe, die in diesem Falle meist zu zwei, drei, vier, fünf in einem Kreis angelegt werden, in dessen Mitte

die Blüthenaxe endigt. Bleiben die einzelnen Carpelle offen und verwachsen sie so, dass der rechte Rand des einen mit dem linken des anderen verschmilzt (klappige Verwachsung), so entsteht ein polymerer, einfächeriger Fruchtknoten; dieser besitzt wandständige Placenten, wenn die verwachsenen Ränder nur wenig nach innen vorspringen, wie bei Reseda, Viola u. a. Springen die verwachsenen Carpellränder weiter nach innen vor, so wird der Hohlraum des Fruchtknotens mehrkammerig, die Kammern sind aber in der Mitte gegen einander geöffnet, wie bei Papaver, wo die unvollständigen Theilungswände beiderseits mit zahlreichen flächenständigen Samenknospen bedeckt sind. — Ein polymerer zwei- oder mehrfächeriger Fruchtknoten entsteht dadurch, dass die Carpelle ihre Seitenränder so weit nach innen vorschieben, dass sie sich in der Axe des

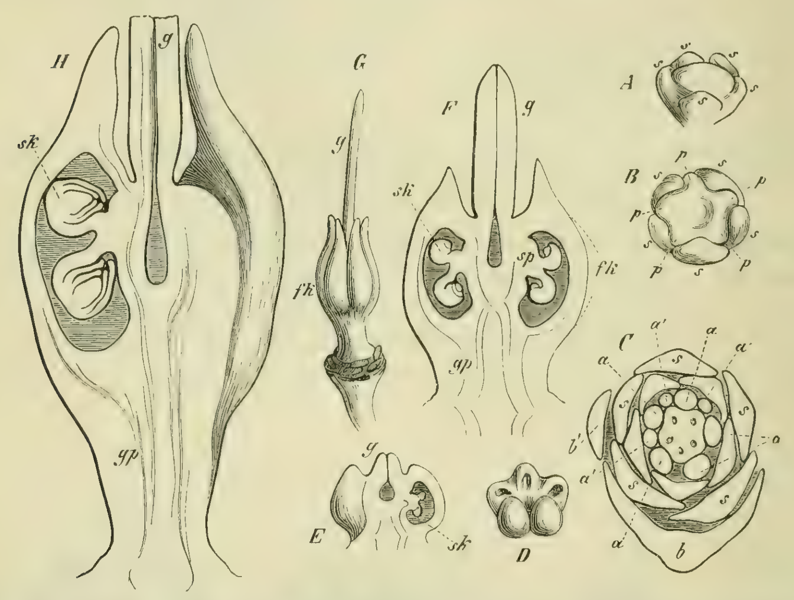


Fig. 305. Dictamnus Fraxinella. *A* junge Blüthenknospe nach Anlage der Sepala *s*; *B* ältere nach Anlage der Petala *p*, *C* noch ältere Knospe, die 5 Staubblätter *a* sind angelegt, zwischen ihnen treten noch fünf neue *a'* auf, von denen erst drei sichtbar sind (*b* das Deckblatt, *b'* ein Vorblatt). *D—H* Entwicklung des Fruchtknotens *fk*, *s* die Samenknospen, *gp* Gynophorum, *g* Griffel.

Fruchtknotens oder im Umkreis derselben berühren oder verwachsen, wobei nicht selten die verlängerte Blüthenaxe im Centrum mitwirkt. Die Art der Verwachsung der Carpelle im vielfächerigen Fruchtknoten kann übrigens eine sehr verschiedene sein, je nachdem diese ihrer ganzen Länge nach ihre eingeschlagenen Ränder verschmelzen, oder nur unten, während die oberen Partien sich eher wie ein Kreis von monomeren Fruchtknoten verhalten (Fig. 303, 304, 305, 306). — Indem die eingeschlagenen Carpellränder im Centrum des Fruchtknotens sich als Placenten ausbilden, erscheinen auch die Samenknospen in den centralen Winkeln der Fächer,

wie bei Fig. 305; die bis zum Centrum eingeschlagenen Carpellränder spalten sich aber häufig wieder in zwei zurückgekrümmte Lamellen, die nun erst mitten in den Fachräumen zu Placenten anschwellen, wie Fig. 304 zeigt; es leuchtet ein, dass die beiden Placenten innerhalb eines Faches den Rändern desselben Carpells entsprechen, welches die Außenwand des Faches darstellt.

Wie im monomeren, können auch im polymeren Fruchtknoten falsche Scheidewände entstehen; ist der polymere Fruchtknoten zweifächerig, so kann er auf diese Weise vierfächerig werden, ist er fünffächerig, so kann er zehnfächerig werden. Der erstgenannte Fall ist bei den Labiaten und Borragineen allgemein: Fig. 307 zeigt, dass der Fruchtknoten aus zwei Carpellen verwächst, deren Ränder nach innen vordringend (*I* bis *IV*), eine rechte und eine linke Placenta (*pl*) bilden, an der, jedem Carpellrand entsprechend, je eine hintere und eine vordere Samenknospe entsteht; zwischen die beiden Samenknospen eines Faches aber drängt sich eine Wucherung aus der Mediane des Carpells hinein (x in *IV* und *VI*), welche das Fach in zwei einsamige »Clausen« theilt. Indem später die äußere Wandpartie jeder der vier Clausen sich stark nach außen und oben wölbt (Fig. 307 *B*), wird die Trennung des aus zwei Carpellen bestehenden Fruchtknotens in vier einzelne Partien noch auffallender, und schließlich trennen sich diese sogar als einsamige Theilfrüchte, was bei den Borragineen noch stärker hervortritt. — Nur unvollständig ist dagegen die Theilung der fünf Fächer im Fruchtknoten von Linum durch falsche Scheidewände in je zwei falsche Fächer, da die von den Medianen der Carpelle vordringenden Leisten das Centrum des Fruchtknotens nicht erreichen.



Fig. 306. Reife Frucht von Dictamnus Fraxinella, das vordere Carpell ist weggenommen, zwei seitliche geöffnet. (nat. Gr.)

Bevor ich zur Betrachtung der Ovarien mit axiler Placenta übergehe, ist zu erwähnen, dass es auch Fälle giebt, wo sich nach dem gegenwärtigen Stand unserer Kenntnisse noch nicht mit Sicherheit unterscheiden lässt, ob die Samenknospen aus dem Axengebilde oder aus den damit verschmolzenen Carpellrändern entstehen, und diese zweifelhaften Fälle sind vielleicht häufiger, als man glaubt. Bei den Caryophylleen erhebt sich, nach den Beobachtungen Payer's an Cerastium und Malachium, das umfangreiche Ende der Blüthenaxe beträchtlich, noch bevor die Carpelle angelegt werden; sie erscheinen dann in einem Quirl, mit ihren Rändern verschmolzen und mittels dieser an der emporragenden Axe angewachsen; jedes bildet so zu sagen eine neben der Axe hängende Tasche; indem der Axenkörper sich erhebt, bilden die Carpellränder an ihm longitudinal aufsteigende, radiale Scheidewände zwischen den zu Fächern sich erweiternden Taschen; die Carpelle überwachsen aber schließlich den Axenscheitel, die Scheide-

wände erheben sich über diesen bei Cerastium u. a. als freie, in der Mitte nicht zusammentreffende Lamellen, so dass der Fruchtknoten unten fünffächerig ist, oben aber einfächerig bleibt. Auf der axilen Seite jedes Faches, die anscheinend von dem Axenkörper selbst gebildet wird, entstehen die

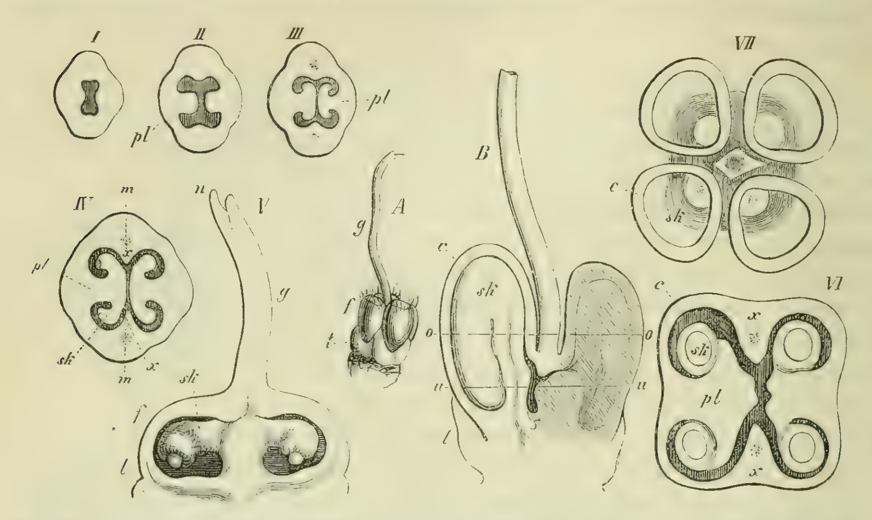


Fig. 307. Entwicklung des Fruchtknotens von Phlomis pungens (einer Labiate). Alter nach der Reihenfolge von *I* bis *VII*; *V* ist Längsschnitt, die anderen sind Querschnitte. — *A* ist ein befruchtungsfähiges Gynaeceum von außen gesehen, *B* ein solches im Längsschnitt. — Die Linien *o* und *u* bei *B* entsprechen den Querschnitten *VII* und *VI*. — Es bedeutet *pl* die Placenta, *x* die falschen Scheidewände, *f* Fächer des Fruchtknotens, *sk* Samenknospe, *c* die Wand des Carpells, *t* den Discus, *n* die Narbe.

Samenknospen in je zwei parallelen Reihen. In der Familie der Caryophylleen finden sich nun Gattungen, wo es wahrscheinlicher wird, dass die Placenta axil ist und andere, wo sie eher den Carpellen anzugehören scheint.

Unter den oberständigen Fruchtknoten mit axiler Placenta sind zunächst die der Piperaceen und die von Najas hervorzuheben [1]), wo die sehr einfache weibliche Blüthe eben nur aus einem zum Fruchtknoten mit centraler Samenknospe umgebildeten kleinen Seitenspross besteht. Die Axe dieses Sprösschens soll am Scheitel selbst zum terminalen Kern der Samenknospe werden, die von einem unter ihr hervortretenden Ringwall umwachsen und endlich überwölbt wird; diese Hülle schließt sich oben und bildet so die Fruchtknotenwandung; bei Typha [2]) erhebt sich über dem Fruchtknoten nur ein Griffel mit einer Narbe, man betrachtet jenen daher als aus einem einzigen Carpell gebildet, welches sich in Form eines Ringwalles zuerst aus der Blüthenaxe erhebt; bei den Piperaceen

1) Magnus: Zur Morphologie der Gattung Najas (Bot. Zeitg, 1869, p. 772). — Hanstein und Schmitz: Über Entwicklung der Piperaceenblüthen (Bot. Zeitg. 1870, p. 38); Schmitz, Die Blüthenentwicklung der Piperaceen in Hanstein, Bot. Abhandl. II. Bd. 1. Heft.

2) Die Samenknospe ist hier aber nicht an der Blüthenaxe terminal, (wie angegeben wurde) sondern entspringt aus dem Grunde des Carpells.

aber ist die auf dem Scheitel des Fruchtknotens sitzende Narbe nicht selten mehrlappig oder schief gestellt, was ebenso wie die zwei bis vier Griffel auf dem Ovarium von Najas darauf hindeutet, dass dasselbe nicht von einem, sondern einigen Carpellen gebildet wird, die anfangs, gleich den Blattscheiden der Schachtelhalme, als einheitlicher Ringwulst vortreten, um sich erst später am oberen Rande in Zipfel aufzulösen; diese Annahme erscheint um so zulässiger, als auch bei anderen Angiospermen, wo man nach verwandten Formen berechtigt ist, eine Mehrzahl verwachsener Carpelle anzunehmen, diese doch sogleich als ein ungetheilter Ringwall auftreten, der sich zum Fruchtknoten und über diesem zum Griffel und der Narbe ausbildet, wie bei den Primulaceen (Fig. 309). Bei den Polygoneen dagegen, wo der Fruchtknoten später ebenfalls einen die centrale Samenknospe umgebenden Sack darstellt (Fig. 311), ist die Verwachsung dessel-

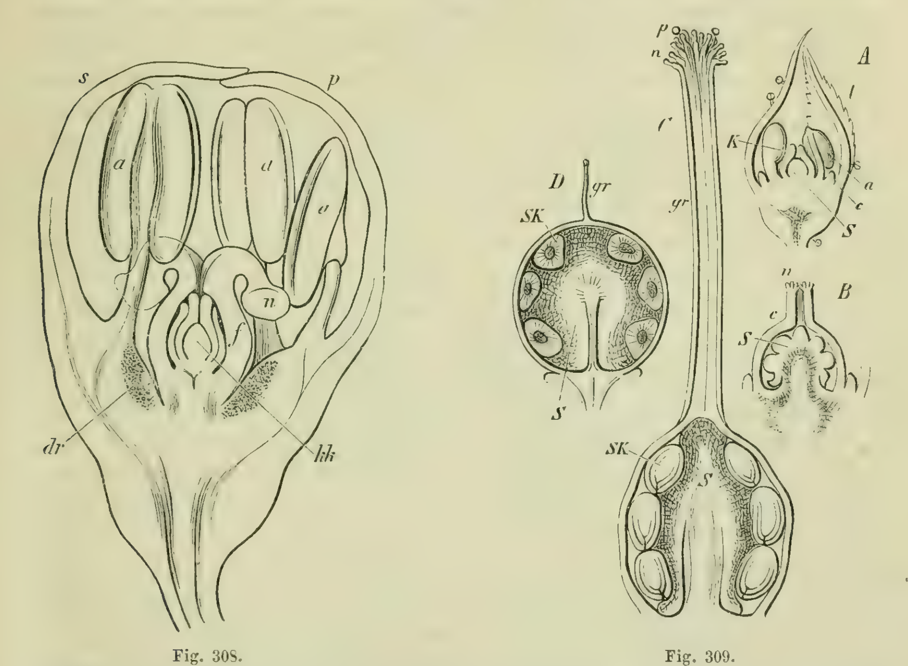


Fig. 308. Fig. 309.

Fig. 308. Rheum undulatum, Längsschnitt der Blüthe; *s* Blatt des äußeren Hüllkreises, *p* ein solches des inneren, *aa* die Antheren (von den neun vorhandenen nur drei zu sehen), *f* der Fruchtknoten, *n* die Narben, *kk* Kern der Samenknospe (Nucellus). — *dr* Drüsengewebe am Fuße der Filamente, die Nektarien darstellend.

Fig. 309. Anagallis arvensis: *A* junge Blüthenknospe im Längsschnitt, *l* Kelchblätter, *c* Corolle, *a* Antheren, *K* Carpell, *S* der Scheitel der Blüthenaxe. — *B* das weiter entwickelte Gynaeceum nach Anlegung der Narbe *n* und der Samenknospen am axilen Träger *S*. — *C* das zur Befruchtung reife Gynaeceum; *p* Pollenkörner auf der Narbe *n*, *gr* Griffel, *S* der axile Träger der Samenknospen *SK* — *D* unreife Frucht; der Samenträger *S* ist pulpös geworden und so angeschwollen, dass er die Räume zwischen den Samen *SK* ausfüllt.

ben aus zwei bis drei Carpellen nicht nur an der entsprechenden Zahl der Griffel und Narben erkennbar, sondern die einzelnen Carpelle erscheinen an der Blüthenaxe anfangs gesondert und verschmelzen erst im weiteren Wachsthum zu einem Ganzen, indem sich ihre Insertionszone als Ringwall

erhebt. Da in all diesen Fällen die Fruchtknotenwand keine Placenten bildet, aus deren Zahl und Lage man sonst die Zahl und Lage der Carpelle leichter erkennt, so ist man hier auf direkte Beobachtung der ersten Entwicklungszustände und auf die Zahlenverhältnisse der Griffel und Narben angewiesen: übrigens handelt es sich hier um morphologische Verhältnisse, die trotz der vielen Arbeiten über Blüthenentwicklung noch keineswegs hinreichend klargestellt sind.

Außer der Zahl der zum Fruchtknoten verwachsenen Carpelle ist in dieser Abtheilung noch die Frage von Interesse, ob in einem gegebenen Falle die Samenknospe als Terminalgebilde der Blüthenaxe oder seitlich an dieser auftritt. Dass da, wo nur eine an der Basis des Fruchtknotens entspringende Samenknospe vorhanden ist, diese ein Schlussgebilde der Blüthenaxe sein könne, leuchtet sofort ein für die Piperaceen, Najas, Polygoneen u. a.; es ist auch in der That durch die Untersuchungen von Hanstein und Schmitz, Magnus, Payer der Beweis erbracht, dass nicht nur die Samenknospe als Ganzes, sondern der Nucellus selbst als ein terminales Gebilde zu betrachten ist. Übrigens darf aber daraus noch nicht gefolgert werden, dass jede aus der Basis der Fruchtknotenhöhle entspringende Samenknospe auch nothwendig die Spitze der Blüthenaxe repräsentire; denn es ist denkbar, dass diese selbst zwar nicht weiter hervortritt, aber doch neben ihrem Scheitel eine Samenknospe producire, ein Fall, dem wir unten in dem unterständigen Fruchtknoten der Compositen begegnen werden. — Nicht zahlreich sind die Fälle, wo die Blüthenaxe sich innerhalb der geräumigen Ovariumhöhle frei erhebt und mehrere, seitlich aus ihr hervortretende Samenknospen producirt, wie es bei den Primulaceen (Fig. 309) und den Amaranthaceen (Celosia nach Payer) geschieht.

Der unterständige Fruchtknoten epigynischer Blüthen entsteht durch Verlangsamung oder völliges Erlöschen des Scheitelwachsthums der jungen Blüthenaxe, deren peripherisches Gewebe sich als Ringwall erhebt und auf ihrem freien Rande die Blüthenhüllen, die Stamina und die Carpelle erzeugt (Fig. 310, 311); das so entstehende, oben zunächst noch offene Hohlgebilde wird von den über der Höhlung sich zusammenneigenden Carpellen überdacht und verschlossen; der Scheitelpunkt der Blüthenaxe liegt in der Tiefe der becherförmigen oder schlauchartig verlängerten Höhlung. Trotz dieser auffallenden Verschiebung der Axentheile gleicht der Bau des unterständigen Fruchtknotens dem des freien, polymeren fast in allen Verhältnissen: er kann wie dieser einfächerig oder mehrfächerig sein; ist er einfächerig, so kann die Placentation basilär oder seitlich auftreten. Bei basilärer Placentation erscheint die Samenknospe zuweilen geradezu als Schlussgebilde des Axenscheitels, so z. B. die aufrechte Samenknospe der Juglandeen; bei den Compositen dagegen ist die einzige anatrope Samenknospe nicht terminal, sondern seitlich gestellt, der Scheitel der Blüthenaxe ist oft deutlich als kleiner Hügel neben dem Funiculus er-

kennbar und wächst in abnormen Fällen als blättertragender Spross weiter. Bei Samolus erhebt sich der Axenscheitel innerhalb des einfächerigen unterständigen Fruchtknotens ähnlich wie im oberständigen der andern Primulaceeen und bildet zahlreiche, seitliche Samenknospen. — Sind die Placenten des einfächerigen unterständigen Ovariums wandständig, so laufen sie als zwei, drei, vier, fünf oder mehr Wülste longitudinal von oben nach unten oder von unten nach oben und tragen Doppelreihen oder mehrfache Reihen von Samenknospen (Orchideen, Opuntia); diese mehr oder minder nach innen vorspringenden Placenten können als die an der Innenseite der Fruchtknotenwand hinablaufenden Verlängerungen der Carpellränder betrachtet werden. Dasselbe gilt von den longitudinalen Scheidewänden des mehrfächerigen unterständigen Fruchtknotens, an denen die oben bereits für den oberständigen geschilderten Verschiedenheiten auftreten, indem

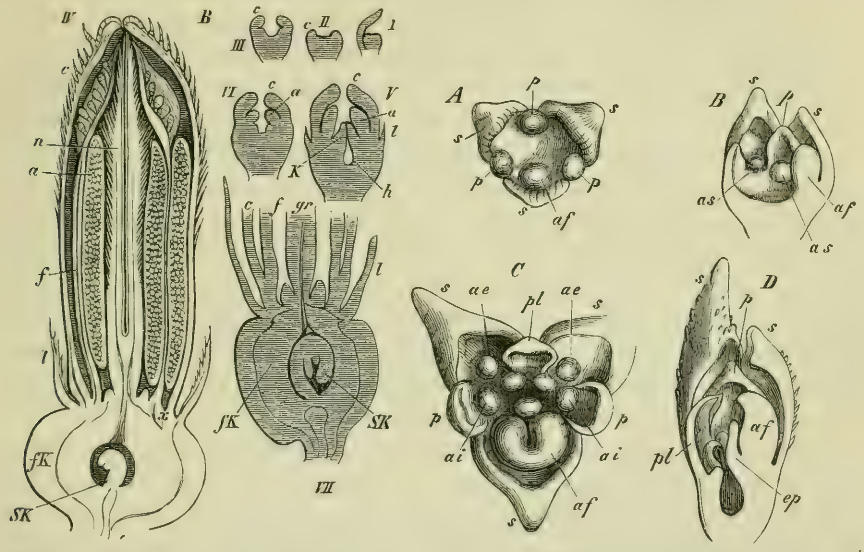


Fig. 310. Entwicklung der Blüthe von Helianthus annuus; Altersfolge in der Reihenfolge *I* bis *VII* (*IV* und *VI* sind in der Figur verwechselt). — *c* Corolle, *l* Kelch, *f* Filamente der Staubblätter, *a* deren Anthere; *x* das Basalstück, welches sich später zum unteren Theil der Blumenröhre, der die epipedischen Stamina trägt, entwickelt; *fK* der unterständige Fruchtknoten; *SK* die Samenknospe; *k* Carpelle, *gr* Griffel.

Fig. 311. Entwicklung der Blüthe von Calanthe veratrifolia nach Payer, Altersfolge in der Reihe *A* bis *D*. *A* und *C* von oben, *B* und *D* im Längsschnitt gesehen. *s* die Sepala, *p* die Petala, (*pl* das zur Unterlippe sich entwickelnde Petalum), *af* die einzige fertile Anthere, *ae* und *ai* abortirende Anthere des äußeren und inneren Kreises (bei *B* sind *as* die sterilen Staubblätter), in *D* eines der drei Carpelle.

jene entweder in der Mitte zusammentreffend ihre Placenten in den axilen Winkeln der Fächer entwickeln (Fig. 268), oder sich in zwei Lamellen spaltend zurückbiegen und die Samenknospen in der Mitte der Fachräume bilden (Cucurbitaceen). Gewöhnlich betheiligen sich an der Bildung des oberen Theils des unterständigen Fruchtknotens zwei, drei oder mehr Carpelle, deren verlängerte Ränder, wie schon erwähnt, abwärts laufend die wandständigen Placenten oder die Scheidewände der vielfächerigen bilden;

in solchen Fällen muss der unterständige Fruchtknoten gleich dem entsprechend gebauten oberständigen als polymer bezeichnet werden, da sich diese Bezeichnung auf die Anzahl der Carpelle bezieht; Beispiele eines monomeren unterständigen Fruchtknotens scheinen dagegen sehr selten zu sein; Hippuris vulgaris (Fig. 272) bietet einen solchen Fall dar, es ist nur ein Carpell und in diesem nur eine anatrope hängende Samenknospe vorhanden.

Der Griffel (Stilus) wird von dem oberhalb des Fruchtknotens verlängerten Carpell gebildet; bei monomeren Fruchtknoten ist daher nur ein Griffel (der aber verzweigt sein kann) vorhanden (Fig. 299, 301); ist der Fruchtknoten polymer, so besteht der Griffel aus so vielen Theilen, als Fruchtblätter vorhanden sind; diese Theile können unmittelbar über dem Fruchtknoten schon frei sein (Fig. 303) oder sie sind oberhalb desselben noch auf eine Strecke verwachsen und trennen sich erst weiter oben, oder endlich sind sie ihrer ganzen Länge nach verwachsen (Fig. 305 *G*, Fig. 307). Obgleich der Stilus aus dem Scheitel des jungen Carpells entsteht, kann er doch später an der (axilen) Seite des monomeren Fruchtknotens stehen, indem das Carpell durch stärkeres Wachsthum seines Fruchtknotentheils an dessen Rückenseite sich beträchtlich ausbaucht (Fragaria, Alchemilla); geschieht dasselbe an den einzelnen Carpellen eines polymeren Fruchtknotens, so erscheint dieser selbst in der Mitte vertieft, und aus der Vertiefung steigt der Stilus empor (Fig. 304, 305); bei den Labiaten und Borragineen ist dieses Verhältniss besonders gesteigert, indem hier die vier erwähnten Clausen des zweitheiligen Fruchtknotens sich sehr stark nach oben ausbauchen (Fig. 307 *A*, *B*), so dass der Griffel schließlich zwischen vier anscheinend kaum zusammenhängenden Fruchtknotentheilen zu entspringen scheint (Stilus gynobasicus).

Der Griffel kann hohl, d. h. von einem Längskanal, einer engen Verlängerung des Fruchtknotenraums, durchzogen sein, wie bei Butomus (Fig. 299 *B*, *F*), wo er oben sogar offen an der behaarten Narbenfläche ausmündet; ebenso bei Viola (Fig. 312), wo der Kanal weit ist und oben in die hohlkugelige, offene Narbenhöhlung mündet; auch bei Agave und Fourcroya ist der Griffel seiner ganzen Länge nach hohl und an der Narbe offen, nach unten theilt sich der Kanal in drei Röhren, welche in die Fächer des Fruchtknotens auslaufen, eine Erscheinung, die auch bei anderen Liliaceen vorkommt; in anderen Fällen ist er anfangs hohl, wie bei Anagallis (Fig. 309 *B*), um später durch Wucherung des Gewebes ausgefüllt zu werden. Gewöhnlich ist im Griffel des befruchtungsfähigen Gynaeceums kein Kanal aufzufinden, oder wenigstens nicht im oberen Theile desselben; dafür ist er dann von einer gelockerten Gewebemasse, dem leitenden Gewebe[1]), durchzogen, in welchem nach der Bestäubung die

---

1) Die Eigenthümlichkeiten desselben werden unten behandelt werden.

Pollenschläuche hinabwachsen, bis sie in die Höhlung des Fruchtknotens gelangen. Die äußere Form des Griffels ist meist die langcylindrische, faden- oder säulenförmige, zuweilen prismatisch, auch flach bandartig; bei den Irideen erlangt er meist eine beträchtliche Größe; sehr lang, oben dreitheilig und an jedem Theil tief becherartig ausgehöhlt bei Crocus; drei freie blumenblattartige, breite, gefärbte Griffel zeichnen die Gattung Iris aus. Zuweilen verzweigt sich jeder zu einem Carpell gehörige Griffeltheil, so z. B. bei den Euphorbiaceen, wo den drei Carpellen ein dreitheiliger, oben aber in sechs Zweige gespaltener Griffel entspricht. Nicht selten bleibt der Griffel sehr kurz, er erscheint dann als bloße Einschnürung zwischen Fruchtknoten und Narbenkörper, wie bei Vitis u. a.

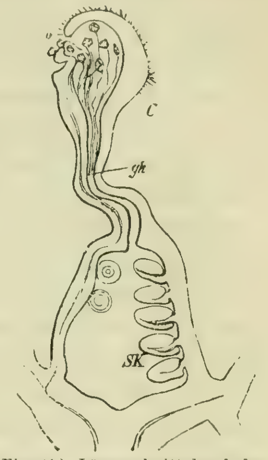


Fig. 312. Längsschnitt durch das Gynaeceum von Viola tricolor; *SK* Samenknospen, *gk* Griffelkanal, *o* Öffnung desselben; in der Höhlung des Narbenkopfes, die mit der Narbenfeuchtigkeit erfüllt ist, finden sich Pollenkörner, die ihre Schläuche austreiben.

Die Narbe (Stigma) im engeren Sinne ist der zur Aufnahme des Pollens bestimmte Theil des Griffels; sie ist zur Zeit der Bestäubung mit einer klebrigen Ausscheidung und gewöhnlich mit zarten Haaren oder kurzen Papillen bedeckt, ein drüsiges Gebilde, welches sich bald nur als ein besonders ausgebildetes Flächenstück des Stilus, bald als ein besonderes Organ an diesem von sehr variabler Form darstellt, die ihrerseits immer im nächsten Zusammenhang mit der Art der Pollenübertragung durch Insekten oder sonstwie zusammenhängt und nur unter Berücksichtigung dieser Verhältnisse verstanden und gewürdigt werden kann. Hier sei nur erwähnt, dass die Narbenfläche den Ausgang des offenen Griffelkanals darstellt, wenn ein solcher vorhanden ist; ist der letztere geschlossen oder fehlt er ganz, so erscheint die Narbe als oberflächliche Drüsenbildung am Scheitel oder unter dem Scheitel des Griffels oder seiner Theile; sind diese lang und dünn, mit langen Haaren bedeckt, so erscheinen die Narben pinselförmig, oder federbuschartig wie bei den Gräsern; bei den Solaneen und Cruciferen überzieht die feuchte Narbenfläche eine knopfartige eingekerbte Verdickung am Ende des Griffels, bei Papaver bildet sie einen mehrstrahligen Stern auf dem lappig getheilten Griffel. Zuweilen schwillt der narbentragende Theil des letzteren mäßig an, wie bei den Asclepiadeen, wo die beiden monomeren und sonst getrennten Fruchtknoten mit »diesen Narbenköpfen« verwachsen; die eigentliche Narbenfläche, in welche die Pollenschläuche eindringen, liegt hier auf der Unterseite des Narbenkörpers sehr verborgen[1]).

---

1) Über die Lage der Narbenlappen zu den Placenten bei verschiedenen Pflanzen vergl. Brown: Botan. Zeitg. 1843, p. 193.

7) Nektarien. Überall, wo die Bestäubung durch Insekten vermittelt wird, finden sich in den Blüthen drüsige Sekretionsorgane, welche riechende und schmeckende (meist süße) Säfte ausscheiden oder doch innerhalb ihres zarten Zellgewebes enthalten, aus welchem sie leicht ausgesogen werden können. Diese Säfte werden unter dem Namen Nektar, die sie erzeugenden Organe als Nektarien zusammengefasst. Vertheilung, Form und morphologische Bedeutung der Nektarien sind sehr verschieden und stehen jederzeit in unmittelbarer Beziehung zu den specifischen Einrichtungen der Blüthe zum Zweck der Bestäubung durch Insekten. Nicht selten sind die Nektarien weiter nichts als drüsig ausgebildete Gewebestellen an den Blättern oder Axentheilen der Blüthe, häufig springen sie als Wülste zarteren Gewebes hervor, oder sie nehmen die Form von sitzenden oder gestielten Protuberanzen an, oder ganze Blattgebilde des Perianthiums, des Androeceums oder selbst des Gynaeceums verwandeln sich in eigenthümliche Gebilde zur Ausscheidung und Aufsammlung des Nektars. Da eine allgemein morphologische Behandlung dieser Organe ganz unthunlich ist[1], so mögen einige Beispiele darauf hinweisen, wo in verschiedenen Blüthen die Nektarien zu suchen sind: auf der Innenseite der Hüllblätter über der Basis finden sich die Nektarien bei Fritillaria imperialis als seichte Gruben, aus denen große klare Nektartropfen hervortreten, als drüsiger Ringwulst in dem gamophyllen Perigon von Elaeagnus fusca (Fig. 301 *d*), an der Basis der Staubfäden als drüsige schwache Protuberanzen bei Rheum (Fig. 308

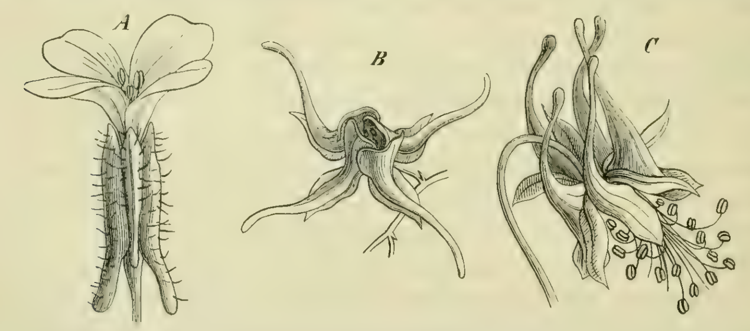


Fig. 313. Blüthen mit Sporenbildungen an den Kelchblättern (*A*) und den Corollenblättern (*B*, *C*); *A* Biscutella hispida, *B* Epimedium grandiflorum, *C* Aquilegia canadensis.

dr), an der Basis des oberständigen Fruchtknotens außen als ringförmige Schwiele bei Nicotiana, als fleischiges Polster auf der Außenseite der über dem unterständigen Fruchtknoten zusammengewölbten Carpellblasen bei den Umbelliferen (Fig. 300 *h*, *h*) ähnlich an der Basis des Griffels bei den Compositen (Fig. 310); als Wucherung der Blüthenaxe (des Torus) erscheint das Nektarium in Form eines Ringwalls unter dem Fruchtknoten bei Citrus,

1) Über die anatomischen Verhältnisse vergl. BEHRENS, Die Nektarien der Blüthen, Flora 1879 (das. auch Liter.)

Cobaea scandens, den Labiaten, Ericaceen (Fig. 304 *d*, 307 *A*, *x*) u. a., in Form von vier oder sechs rundlichen oder keuligen Auswüchsen oder Warzen bei den Cruciferen (Fig. 314 *k*), Fagopyrum Fig. 315 zwischen den Filamenten u. s. w.; ein abortirtes Staubblatt wird zu einem Nektarium bei den Gesneraceen, das ganze Androeceum der weiblichen, das Gynaeceum der männlichen Blüthe ist ersetzt durch ein Nektarium bei Cucumis Melo u. a. — Im Allgemeinen finden sich die Nektarien tief unten zwischen den anderen Blüthentheilen, und wenn sie Saft ausscheiden, so sammelt er sich im Grund der Blüthe an (Nicotiana, Labiaten); nicht selten sind aber für diesen Zweck besondere hohle Behälter ausgebildet, so vor Allem häufig die Aussackungen von Perigonblättern (Fig. 313), die sogen. Sporne; bei Viola bildet nur ein Blumenblatt einen hohlen Sporn, in welchen die beiden Auswüchse zweier Staubblätter hinabragen, die den Nektar abscheiden. Die becherförmigen gestielten Petala von Helleborus, die ungefähr schuhförmigen von Nigella scheiden am Grunde ihres Hohlraumes Nektar ab, der sich in diesem ansammelt u. s. w.

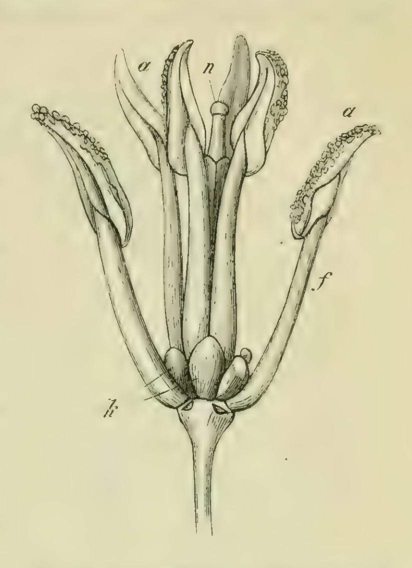


Fig 314. Brassica Napus. Blüthe (nach Entfernung der Kelch- und Blumenblättchen): *a* Antheren, *f* Filamente, *n* Narbe, *k* Nektarien in Form keuliger Auswüchse.

8) Die Samenknospe der Angiospermen besteht gewöhnlich aus einem deutlich entwickelten, zuweilen selbst sehr langen Stiel oder Funiculus (Opuntia, Plumbagineen), der aber auch zuweilen ganz fehlt (Gramineen), und einem oder zwei Integumenten, welche den Nucellus (Knospenkern) umgeben; ein Integument haben die meisten gamopetalen Dicotyledonen u. a.; zwei fast sämmtliche Monocotyledonen; nicht selten entsteht später noch eine dritte Hülle, der Samenmantel (arillus, z. B. bei Myristica, Evonymus, Asphodelus luteus, Aloë subtuberculata). — Gerade oder atrop ist die Samenknospe oft dann, wenn sie als Schlussgebilde der Blüthenaxe auftritt und der Funiculus kurz bleibt, wie bei den Piperaceen, Polygoneen; verhältnissmäßig selten ist sie campylotrop, d. h. der Knospenkern sammt seinen Hüllen selbst gekrümmt, wie bei den Gramineen, Caryophylleen u. a.; ihre gewöhnliche Form wie bei den Angiospermen ist aber

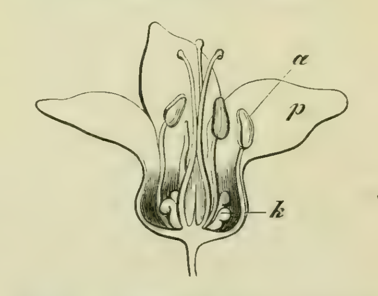


Fig. 315. Längsschnitt einer Blüthe von Polygonum Fagopyrum. *a* Antheren, *p* Perigon, *k* Nektarien.

die anatrope, der Kern sammt den Hüllen rückläufig, vom Ende des Funiculus gegen dessen Basis hin gewendet, dieser die Mikropyle zukehrend (Fig. 299 *E*, 300); in diesem Fall wird der an der einen Seite der Samenknospe hinlaufende und mit ihr verwachsene Funiculus als Raphe bezeichnet. — Die Mikropyle wird häufig, zumal bei den Monocotylen, nur von dem den Knospenkern überragenden inneren Integument gebildet, nicht

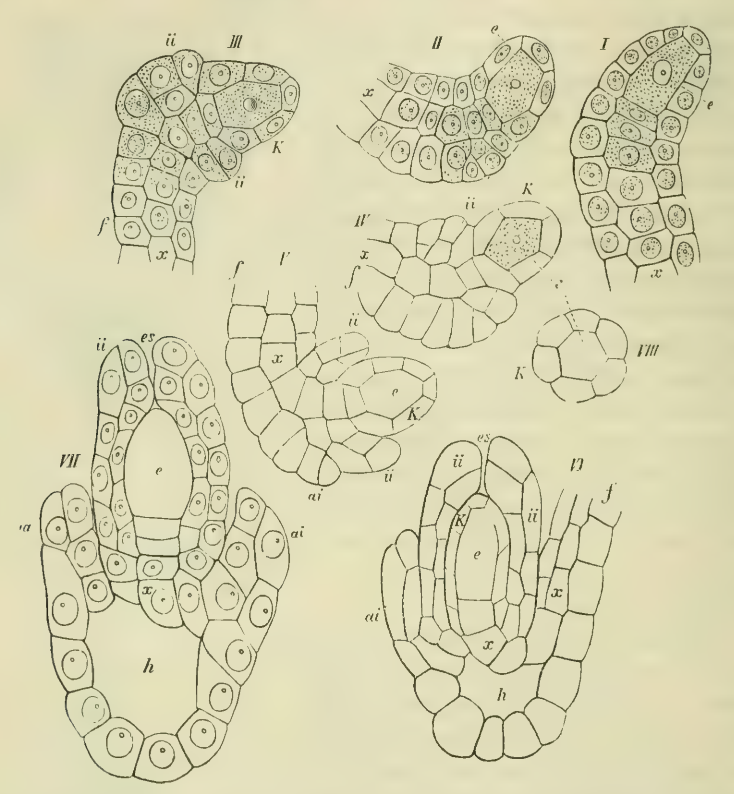


Fig. 316. Orchis militaris; Entwicklung der Samenknospen (550); die Entwicklungsfolge in der Reihenfolge der Zahlen *I—VII*. — *VIII* ist Querschnitt von *I*. — *I—VI* sind von der Seite und im optischen Längsschnitt gesehen; *VII* von vorn, der Funiculus würde hinten liegen. — Es bedeutet *xx* die axile Zellreihe, die obere Zelle derselben ist die Mutterzelle des Embryosacks *e* (das Archespor); *f* der Funiculus; *ii* das innere, *ia* das äußere Integument; *K* der Knospenkern, *es* die Mikropyle. — *h* ein Intercellularraum. — Bei *VII* hat derEmbryosack *e* die Gewebeschicht des Knospenkerns völlig verdrängt.

selten, besonders bei den Dicotylen, wächst aber das äußere Integument noch über die Mündung des inneren hinauf, und der Mikropylenkanal wird dann am äußeren Ende (Exostom) von dem äußeren, an seinem inneren Theil (Endostom) vom inneren Integument gebildet. — Sind zwei oder drei Integumente vorhanden, so entsteht immer das innerste zuerst, dann das äußere, und endlich, meist viel später das dritte, der Arillus, die Entstehungsfolge ist also bezüglich der Axe der Samenknospe basipetal. — Die Querzone, aus welcher das einzige oder die beiden eigentlichen Integumente entspringen, wird als Chalaza (besser als Knospengrund) bezeichnet.

Die Integumente sind meist nur wenige Zellschichten dick und erscheinen besonders dann, wenn sie einen umfangreichen Knospenkern umhüllen, als Häute (Fig. 299 *i*); entwickelt sich aber nur ein Integument, so bleibt der Knospenkern gewöhnlich sehr klein, während das Integument dick, massig wird, den Kern weit überragt und vor der Befruchtung die Hauptmasse der Samenknospe darstellt, wie bei Hippuris (Fig. 272), den Umbelliferen (Fig. 301) und Compositen (Fig. 310), vgl. auch Fig. 317.

Die Entwicklungsgeschichte der Samenknospe [1]) zeigt Folgendes. Die Samenknospe stellt überall zuerst einen kleinen Höcker dar, der entweder die Spitze der Blüthenaxe einnimmt, oder aus einer Zellgruppe der Placenta hervorgeht; es wölbt sich dabei die Epidermis und entweder Zellen der unter ihr gelegenen Zellschicht, oder auch tiefer gelegene hervor; nie entsteht die Samenknospe aus Oberflächenzellen, wie dies bei den Sporangien der Gefäßkryptogamen der Fall ist. Der apikale Theil des Höckers wird zum Nucellus, der basale zum Funiculus (Sporangienstiel). Unterhalb des Nucellus sprossen dann die Integumente hervor, es bildet sich ein Ringwall, der den Nucellus bald ganz überwächst, kommt noch ein zweites äußeres Integument hinzu, so entsteht dies auf ähnliche Weise unterhalb des ersten und umwächst dieses. Die terminalen Samenknospen bleiben gewöhnlich gerade (atrop), auch die später anatropen Samenknospen stellen anfangs einen geraden oder nur wenig gekrümmten Gewebezapfen dar, der sich aber an der Stelle, wo das erste oder einzige Integument aus ihm hervorsprosst, alsbald deutlich einkrümmt (Fig. 316 *II, III, IV*); der von den Integumenten umfasste Scheiteltheil bildet dann den Nucellus, während der unter jenen liegende Basaltheil den Funiculus darstellt. Bei der weiteren Ausbildung der Integumente wird die Krümmung immer stärker, der Kern endlich rückläufig, noch bevor das äußere ganz ausgebildet ist; dem entsprechend entwickelt sich dieses auch an der der Raphe zugekehrten Seite nicht, sondern legt sich auf die freien Theile der Samenknospe, rechts und links an der Raphe hinwachsend (Fig. 316 *V, VI, VII*).

Ist nur ein (auf der äußeren Seite gewöhnlich stark ausgebildetes) Integument vorhanden und der Nucellus dünn (oft nur aus einer mittleren Zellreihe und einer Hüllschicht bestehend), so gewinnt es bei mittleren Entwicklungsstadien nicht selten den Anschein, als sprosse der Nucellus unter dem Scheitel des jungen zapfenartigen Trägers (Funiculus) als seitliches, secundäres Zäpfchen hervor. (Fig. 317 II.). Allein die Entwicklungsgeschichte zeigt auch hier, dass das Integument vielmehr unterhalb des Nucellus, der die Spitze der Samenknospenanlage einnimmt, aber früh durch einseitig stärkeres Wachsthum des Höckers umgebogen erscheint,

1) Vgl. WARMING, De l'ovule, ann. des scienc. nat. 1878. — STRASBURGER, Die Angiospermen und die Gymnospermen, 1879. — JÖNSSON, Om embryosäckens utveckling hos Angiospermernae, Lunds Univ. Årsskrift T. XVI. (Der schwed. Text mir unzugänglich.)

hervorsprosst und dasselbe gilt auch für Samenknospen mit zwei Integumenten, für die man früher ebenfalls die obenerwähnte irrige Ansicht über die seitliche Entstehung des Nucellus aufstellte[1]).

Bezüglich der Stellungsverhältnisse sind zunächst zu unterscheiden:

I. Carpellbürtige Samenknospen, welche aus den Fruchtblättern entspringen, und zwar als:

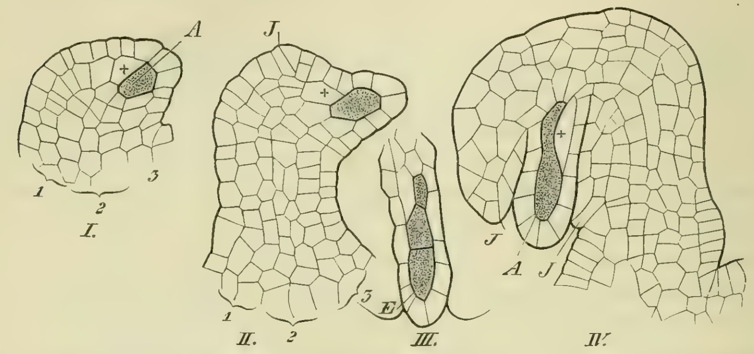


Fig. 317. Entwicklung der anatropen Samenknospe von Verbascum phoeniceum in axilem Längsschnitt, nach WARMING. Bei *I* ist die Samenknospe noch ein kleines Zäpfchen, dessen Längsaxe durch stärkeres Wachsthum der linken (convexen) Seite bereits gekrümmt ist. *A* Embryosackmutterzelle (Archespor), + neben demselben liegende Zelle. Bei *II* bei *J* Anlage des (einzigen) Integumentes, die Anlage des Nucellus entspringt hier scheinbar seitlich an der Samenknospenanlage. *III* Theilung der Embryosackmutterzelle in drei Zellen. *IV* älteres Stadium als *II*, Embryosackmutterzelle noch nicht getheilt.

1) randständige, aus den eingeschlagenen Rändern der Carpelle (Fig. 302, 303, 304, 307);

2) flächenständige, aus der Innenfläche der eingeschlagenen Fruchtblatthälften hervorwachsend (so z. B. Fig. 267, 299); bei der Nymphaeaceengattung Cabomba kann jede beliebige Stelle des Fruchtblattes (auch die Mittellinie) Samenknospen produciren, bei Brasenia, einer andern Nymphaeacee, stehen die Samenknospen alle auf der Mittellinie, ebenso bei der Resedacee Astrocarpus, wo nur eine Samenknospe vorhanden ist (EICHLER a. u. O. II. pag. XVII.).

3) Axelständige oder grundständige, aus der Basis der Carpelloberseite oder aus der Axel des Carpells entspringend (Ranunculus, Sedum, Zanichellia) nach WARMING[2]).

---

1) Die Ansichten über den morphologischen Werth oder Dignität der Samenknospe können, da sie höchstens noch historisches Interesse haben, hier übergangen werden. Die Entwicklungsgeschichte hat nachgewiesen, dass die Samenknospe der Angiospermen, wie die der Gymnospermen ein Makrosporangium ist, das sich von denen der Gefäßkryptogamen nur durch die aus der Sporangienanlage selbst entspringenden Hüllen (Integumente) unterscheidet. — Die Betrachtungen der Missbildungen von Samenknospen haben meist nur zu Verwirrung beigetragen und die Erkenntniss des Sachverhaltes gehemmt.

2) WARMING, Recherches sur la ramification des Phanerogames, Kopenhagen 1872,

II. Axenbürtige Samenknospen, welche aus der Verlängerung der Blüthenaxe innerhalb des Fruchtknotens entspringen, wobei die Carpelle selbst steril sind; und zwar sind jene:

4) lateral, wenn sie neben oder unter dem Scheitel der Blüthenaxe entstehen, die sich entweder als Säule erhebt und zahlreiche Samenknospen trägt, wie bei Fig. 309 oder nach Bildung einer solchen zu wachsen aufhört, so dass diese scheinbar terminal sein kann (wie bei Fig. 310);

5) terminal, wenn die Scheitelregion der Blüthenaxe selbst zum Knospenkern wird (wie in Fig. 308, ferner bei Piperaceen, Najas u. a.).

Es muss nun in jedem einzelnen Falle entschieden werden, welchem dieser Typen die Samenknospen einer gegebenen Pflanze angehören; jedenfalls sind die carpellbürtig-randständigen bei den Angiospermen die bei weitem häufigsten, während die flächenständigen so wie die axenbürtigen nur einzelnen Familien oder Gattungen angehören. Vergleicht man diese Vorkommnisse mit denen bei den Gymnospermen, so gehören die Samenknospen der Cycadeen zu den blattbürtig-randständigen, die von Dammara, Araucaria zu den blattbürtig-flächenständigen, die der Cupressineen zu den axillären, die von Gingko zu den axenbürtig-lateralen, die von Taxus zu den axenbürtig-terminalen. Ähnliche Verschiedenheiten in den Stellungsverhältnissen der Sporangien haben wir auch bei den Gefäßkryptogamen kennen gelernt, wenngleich axenbürtig-terminale Sporangien dort noch nicht gefunden sind; blattbürtig-lateral sind z. B. die von Ophioglossum, blattbürtig-flächenständig die vieler Farne, blattbürtig-axelständig oder grundständig die von Lycopodium und Selaginella, letztere können auch

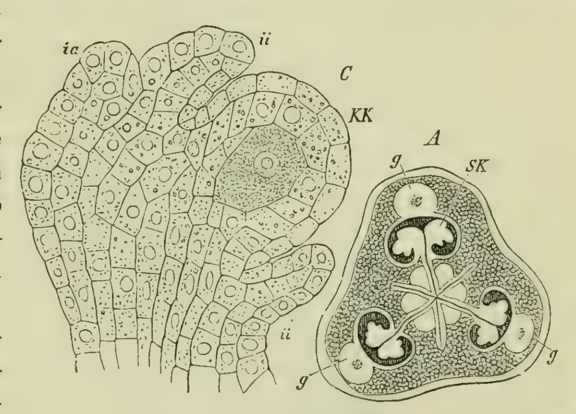


Fig. 318. Funkia cordata. *A* Querschnitt des jungen oberständigen Fruchtknotens, dieser ist dreifächerig, in jedem Fach sind zwei Samenknospen *SK* sichtbar, die aus den umgeschlagenen Carpellrändern hervorwachsen (*g* Gefäßbündel von hellem Parenchym umgeben). — *C* junge Samenknospe im optischen Längsschnitt derselben; *KK* Gewebe des Nucellus, *ii* inneres Integument, *ia* äußeres Integument, *A* ist schwach, *C* sehr stark vergr., die dunkel gehaltene Zelle ist die Embryosackmutterzelle.

---

pag. XXII Taf. XI Fig. 1 – 10. Axelständige Samenknospen sind ebensowenig für Sprosse, »Caulome« zu halten, wie die axelständigen Sporangien der Lycopodien und Selaginellen, und ebensowenig kann man die randständigen als »Blattzipfel oder Fiederblättchen« benennen.

zur folgenden Kategorie, zu den axenbürtig-lateralen, gerechnet werden, als deren auffälligstes Beispiel die Sporangien der Psilotaceen zu betrachten sind.

Zuweilen sind die Samenknospen rudimentär, denen der Balanophoren und Santalaceen fehlen die Integumente, der Nucellus ist nackt und bei manchen Arten selbst nur aus wenigen Zellen zusammengesetzt. Ebenso verhalten sich die Loranthaceen[1]). Die rudimentären Samenknospen entstehen hier bei den Santalaceen auf einer axilen Placenta. Sehr frühzeitig aber verwächst dieselbe so innig mit dem Carpellgewebe, dass man dann zur Blüthezeit in einem scheinbar homogenen Gewebe keine äußerlich begrenzten Samenknospen mehr unterscheiden kann, der Ort derselben wird nur angedeutet durch die im Gewebe liegenden Embryosäcke (Makrosporen).

Schon vor Anlegung der Integumente gehen im jungen Nucellus Differenzirungen vor sich, die zur Bildung des Embryosackes (der Makrospore) führen, Differenzirungen, die sich denen anschließen, die in den Makrosporangien der Coniferen und anderen Sporangien, namentlich auch den Mikrosporangien (Pollensäcke) der Angiospermen selbst vor sich gehen. Strasburger und Warming haben diese wichtigen Vorgänge kennen gelehrt und damit Hofmeister's frühere Untersuchungen ergänzt und berichtigt. Ein übersichtliches Beispiel bietet das von Strasburger genau untersuchte Polygonum divaricatum. Die Samenknospe nimmt hier den Gipfel der Blüthenaxe ein, ist also terminal axenbürtig. Die hypodermale Endzelle der axilen Zellreihe des Nucellus (Fig. 319 *I. b*) ist das Archespor (Mutterzelle des Embryosackes). Diese Zelle theilt sich in eine obere und eine größere untere. Die erstere in der Figur 319 mit *t* bezeichnet (Strasburger's Tapetenzelle) bezeichnen wir als Schichtzelle, sie erfährt bei manchen Samenknospen ein beträchtliches Wachsthum und wiederholte Theilungen, so dass die »Mutterzelle des Embryosacks« tief in das Gewebe des Nucellus versenkt wird. Die mit *em* bezeichnete Zelle ist die »Mutterzelle« des Embryosacks (der Makrospore). Sie theilt sich, wie Fig. 319 *II* und *III* zeigen, durch Querwände (Antiklinen) zuerst in zwei, dann vier Zellen, während auch die Schichtzelle durch eine Längs- und Querwand getheilt wird. Die Querwände in der »Embryosackmutterzelle« zeichnen sich durch starke Lichtbrechung aus, sie erscheinen wie gequollen. Von den vier Zellen, in die sich die Embryosackmutterzelle getheilt hat, entwickelt sich nur die untere weiter, sie wird zum Embryosack (Makrospore). Das Plasma der drei oberen Zellen wird grumös und stark lichtbrechend, die untere heranwachsende Zelle drückt dieselben zusammen und übt auch auf die Schichtzellen (deren unterste als Tapetenzellen zu betrachten sind) einen desorganisirenden Einfluss aus, wie dies in Sporangien so häufig der Fall ist, es

---

1) Treub, Observations sur les Loranthacées, Ann. du jard. botan. de Buitenzoorg 1881.

bedeckt schließlich nur noch eine Kappe stark lichtbrechender Substanz den Scheitel des Embryosackes, (der Makrospore), und eine ähnliche auflösende Wirkung übt der heranwachsende Embryosack auch auf die seit-

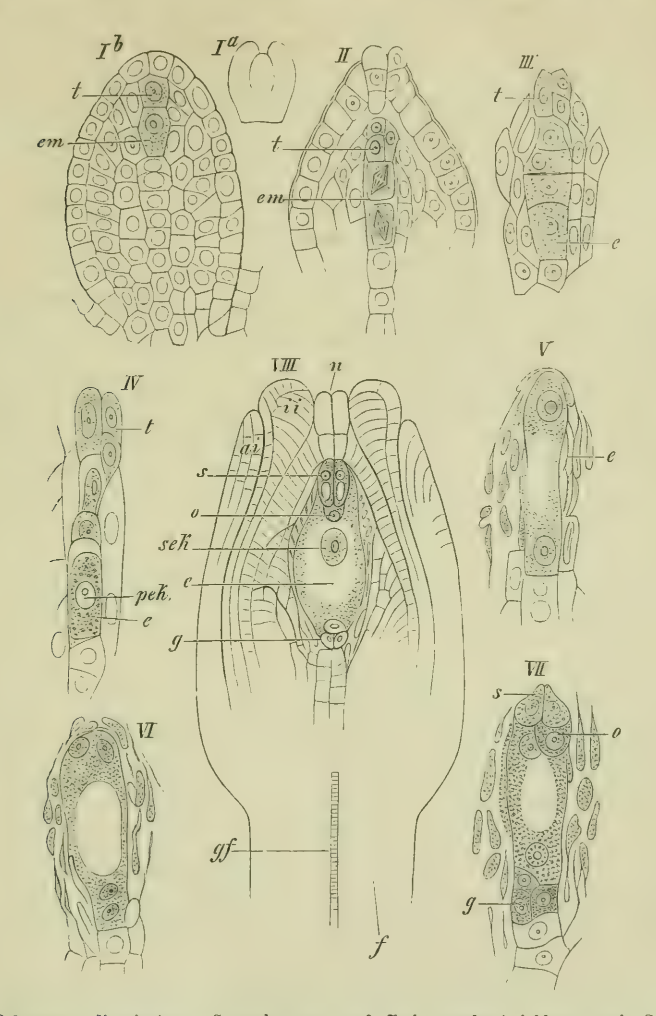


Fig. 319. Polygonum divaricatum, Samenknospen und Embryosackentwicklung nach STRASBURGER. *Ia* Längsschnitt durch einen jungen Fruchtknoten: Die Samenknospe bildet den Abschluss der Blüthenaxe. *Ib* Längsschnitt durch eine Samenknospenanlage (vor Anlegung der Integumente), *em* Embryosackmutterzelle (Archespor), *t* Schichtzelle; *II* älteres Stadium, die Embryosackmutterzelle hat sich in zwei Zellen getheilt, in beiden ist der Kern in Theilung begriffen. Fig. *III*. Viergetheilte Embryosackmutterzelle (sporogener Zellcomplex); die unterste dieser Zellen (*e*) wird die andern verdrängend *IV* zum Embryosack. *pek*, primärer Kern desselben, in Fig. *V* in zwei Tochterkerne getheilt, die in Fig. *VI* u. *VII* den Eiapparat und die Gegenfüßlerinnen bilden. *o* Eizelle, *s* Gehilfinnen (Synergiden) *g* Gegenfüßlerzellen. Fig. *VIII* Längsschnitt durch eine befruchtungsfähige Samenknospe mit dem innern (*ii*) und äußern (*ia*) Integument, dem Nucellus *n* und dem in den Funiculus (*f*) eintretenden Gefäßbündel (*gf*).

lich von ihm angrenzenden Zellen des Nucellargewebes aus (Fig. 319 *V*), wie dies ja seitens der Makrosporen von Isoëtes, der Cycadeen und Coniferen ebenfalls geschieht. — Während dieser Vorgänge gehen im Embryo-

sack (der Makrospore) selbst ebenfalls Veränderungen vor sich. Der Kern desselben theilt sich und einer der beiden Tochterkerne wandert in das obere (der Mikropyle nächste), der andere in das untere Ende des Embryosacks. Aus dem oberen Kern geht der »Eiapparat«, aus dem untern die Gegenfüßlerzellen (Antipoden) hervor. Jeder der beiden Kerne theilt sich nämlich noch einmal (Fig. 319 *VI*), und diese Theilung wiederholt sich bei jedem Tochterkerne. Es liegen jetzt also am obern und am untern Ende des Embryosacks vier Zellkerne. Von diesen umgeben sich je drei mit Plasma und werden so zu nackten Zellen. Die drei oberen Zellen[1]) bilden zusammen den Eiapparat, eine der nackten, hautlosen Zellen, die etwas tiefer liegt als die beiden andern (*o* Fig. 319 *VII*) ist die Eizelle oder das Ei, bie beiden andern, welche bei der Befruchtung nur eine vermittelnde Rolle spielen, heißen »Gehilfinnen« oder Synergiden. Die drei untern Zellen, die hier und in manchen andern Fällen mit Cellulosemembranen umgeben sind, sind die Gegenfüßlerzellen oder Antipoden, sie spielen weiter keine Rolle, sondern gehen später zu Grunde. In der obern wie der untern Zellgruppe befinden sich noch je ein unverwendeter Zellkern. Diese beiden Zellkerne rücken gegen die Mitte des Embryosackes und vereinigen sich dort zu einem größeren Kern (*sek* Fig. 319 *VIII*), welcher fortan den Kern des Embryosackes darstellt. Es befindet sich also im fertigen Embryosack: Der aus den beiden Gehilfinnen und der Eizelle bestehende Eiapparat, der Embryosackkern und die Gegenfüßlerinnen, und dieselben Verhältnisse finden sich mit geringen Variationen in allen Embryosäcken vor.

Vergleichen wir die Vorgänge der Embryosackbildung mit denen bei den Gymnospermen, so ergiebt sich eine fast vollständige Übereinstimmung betreffs der Anlage des Embryosacks (der Makrospore). Die Embryosackmutterzelle betrachten wir auch hier als Archespor, das aber nur wenige Theilungen erfährt. Von dem so entstandenen (bei Polygonum vierzelligen) sporogenen Gewebe wird eine Zelle, die die andern verdrängt, zur Makrospore (dem Embryosack). Die Gegenfüßlerzellen sind als rudimentäres Prothallium zu deuten, während für den Eiapparat die Analogien zunächst fehlen, also zweifelhaft bleiben muss, ob er als rudimentäre Archegonienbildung angesehen werden kann.

Die Entwicklung einer anatropen Samenknospe, deren gröbere Gestaltungsverhältnisse schon oben erwähnt und bildlich erläutert worden sind, zeigt Fig. 321. Die Samenknospe besteht hier nur aus e i n e r axilen Zellreihe, die von einer äußeren Zellschicht umhüllt ist. In Fig. 321 *I* bildet sich eben das innere (obere) Integument bei *ii*. Die »Embryosackmutterzelle« giebt hier, wie in manchen andern Fällen keine Schichtzelle nach oben ab. Sie wird in drei Tochterzellen getheilt, deren untere die obere verdrängend zum Embryosack heranwächst, in welchem der Eiapparat und

1) Früher alle als »Keimbläschen« bezeichnet.

die Gegenfüßlerzellen auf ganz dieselbe Weise wie im erstbetrachteten Beispiel (bei Polygonum) angelegt worden. Die Gegenfüßlerzellen (*g* Fig. 321 *VI*) werden aber bald aufgelöst.

In andern Fällen wird durch Wachsthum und wiederholte Spaltung der über der Embryosackmutterzelle gelegenen Schichtzelle und deren Tochterzellen der Embryosack tief ins Gewebe des Nucellus versenkt. Dies sehr an die Coniferen erinnernde Verhalten, welches bei den Angiospermen nicht sehr häufig zu sein scheint, mag durch Mercurialis annua (Fig. 320) erläutert werden. Nicht selten ist ferner das Vorkommen von zwei oder mehreren (vielleicht aus Spaltung einer einzigen hervorgegangenen) Embryosackmutterzellen. So bei Chrysanthemum Leucanthemum, Helleborus cupreus, Thesium intermedium, Rosa-Arten etc. Bei Rosa findet man denn auch in der fertigen Samenknospe mehrere Embryosäcke. Bei Rosa livida fand STRASBURGER in der jungen Samenknospe vier hypodermale Embryosackmutterzellen, deren jede nach oben eine Schichtzelle abgiebt. Diese Schichtzellen, wie die über ihnen gelegenen Nucelluszellen, theilen sich weiter durch Querwände, so dass über den Embryosackmutterzellen eine Gewebekappe liegt. Jede Embryosackmutterzelle (Archesporzelle) zerfällt nun durch wiederholte Zweitheilung in ein bis sechs Tochterzellen, von denen gewöhnlich die oberste (nicht wie sonst gewöhnlich die unterste) zum Embryosack wird, zuweilen auch die beiden oberen Zellen. Die Embryosäcke zerstören dann das umliegende Gewebe.



Fig. 320. Mercurialis annua nach JÖNSSON, Längsschnitte durch den Nucellus der Samenknospe, rechts junges, links älteres Stadium. *A* rechts, die Embryosackmutterzelle, die über ihr liegende Schichtzelle *S* hat sich in drei Zellen getheilt. Diese zeigen noch ein beträchtliches Wachsthum und spalten sich durch Quer- und Längswände. Dadurch wird die Embryosackmutterzelle tief ins Gewebe des Nucellus versenkt. In der Fig. links hat sie sich durch Querwände in drei Zellen getheilt, von denen die unterste, die andern verdrängend, zum Embryosack wird.

Es zeigt dieser Fall, dass jede der Zellen, in welche die Embryosackmutterzelle (das Archespor) getheilt wird, die Fähigkeit hat, unter Umständen zum Embryosack zu werden, eine weitere Stütze der Ansicht, dass wir es hier mit einem, im Verlaufe der Entwicklung rudimentär gewordenen sporogenen Gewebe zu thun haben, von dessen Zellen gewöhnlich eine, unter Umständen aber auch zwei ohne Viertheilung direkt zu Makrosporen werden können[1].

[1] Vgl. GOEBEL, Beitr. z. vergl. Entwicklungsgesch. d. Sporangien. II. Bot. Ztg. 1881.

Gewöhnlich also verdrängt der Embryosack das über ihm liegende Gewebe so weit, dass er nur von einer dünnen Lage desselben umgeben bleibt oder mit der Innenfläche des inneren Integumentes selbst in Berührung kommt, wie bei den Orchideen (Fig. 316 *VII*); in solchen Fällen bleibt oft noch das Gewebe der Kernwarze erhalten (Aroideen u. a.), nicht selten aber tritt der Scheitel des Embryosackes dieses zerstörend frei hervor; er ragt dann in die Mikropyle hinein (Crocus, Labiaten) oder wächst selbst aus dieser als langer Schlauch hinaus (Santalum). Häufig greift auch der mittlere und untere Theil des Sackes noch weiter um sich; bei vielen gamopetalen Dicotyledonen treibt er blinddarmartige Fortsätze, welche in das Gewebe des Integuments zerstörend eindringen, wie bei manchen Labiaten, Rhinanthus, Lathraea.

Der Eiapparat zeigt nur selten eine Abweichung von der Dreizahl seiner Zellen. Santalum z. B. besitzt normal zwei Eier, deren Entstehung noch zweifelhaft ist. Die Gehilfinnen zeigen hier und bei andern Pflanzen (Watsonia, Gladiolus, Crocus, Zea, Sorghum, Polygonum) eine starke schlauchartige Verlängerung, an der eine Längsstreifung stark hervortritt [1]). Der Embryosackscheitel wird bei Crocus, Gladiolus und Santalum (wie schon Schacht richtig angab und Strasburger bestätigte) von den Gehilfinnen durchbrochen, die Verlängerung derselben ragt hier also aus dem Embryosack heraus. — Bei der weit überwiegenden Mehrzahl der Mono- und Dicotylen sind die Gehilfinnen aber nicht in so eigenthümlicher Weise entwickelt und bleiben von der Membran des Embryosacks bedeckt. Die Zahl der Zellen des Eiapparats wurde, da dieselben sich vielfach gegenseitig verdecken, früher oft unrichtig angegeben. Bei allen untersuchten Pflanzen sind aber normal zwei Gehilfinnen und ein Ei vorhanden, bei Santalum, wie erwähnt zwei Eier, ein Fall der ausnahmsweise auch bei der Gesneracee Siningia beobachtet worden ist. — Da das Ei tiefer im Embryosack inserirt ist, als die Gehilfinnen, so trifft der Pollenschlauch, wenn er am Embryosackscheitel angelegt ist, zunächst auf die letzteren, resp. eine derselben. Aber nie erfahren die Gehilfinnen eine Weiterentwicklung, vielmehr gehen sie zu Grunde, während das Ei sich zum Embryo ausbildet, obwohl es vom Pollenschlauch nicht berührt wird [2]). Die Funktion der Gehilfinnen bei der Befruchtung ist also nur eine vermittelnde, sie dienen dazu den befruchtenden Stoff aus dem Pollenschlauch in die Eizelle überzuführen.

10) Befruchtung [3]). Die auf der Narbe keimenden Pollenkörner

---

1) Diese Verlängerung wurde früher als »Fadenapparat« bezeichnet.

2) Dass nur eine der Zellen des Eiapparates (der Keimbläschen) als Ei betrachtet werden kann, während den (resp. der) andern »wesentlich nur die Funktion der Überführung des befruchtenden Stoffes in die Eizelle zukommt«, hat Sachs schon früher (IV. Aufl. pag. 560 u. 561) betont.

3) Außer den oben citirten Arbeiten vgl. die historische Darstellung Hofmeister's,

treiben ihre Schläuche durch den Griffelkanal, wenn ein solcher vorhanden ist, oder gewöhnlicher durch das lockere leitende Gewebe im Innern des soliden Griffels hinab bis in die Fruchtknotenhöhle; nicht selten sowohl bei grundständig aufrechten (Fig. 307), wie bei hängend anatropen Samenknospen liegt die Mikropyle so dicht am Grunde des Griffels, dass der herabsteigende Pollenschlauch sofort in jene eintreten kann: häufiger indessen müssen die Pollenschläuche nach ihrem Eintritt in die Fruchtknotenhöhle noch weiter fortwachsend die Mündungen der Samenknospen aufsuchen, wobei sie durch verschiedene Vorrichtungen auf den rechten Weg geleitet werden; oft sind es papillöse Epithelien der Placenten oder anderer Wandstellen des Fruchtknotens, an denen die Pollenschläuche hinwachsen; bei unseren Euphorbien leitet sie ein Haarbüschel von der Basis des Griffels zur nahe gelegenen Mikropyle, bei den Plumbagineen bildet das Griffelgewebe eine abwärts wachsende zapfenförmige Wucherung, die den Pollenschlauch bis in die Mikropyle hinabführt u. s. w.

Da jede Samenknospe zu ihrer Befruchtung einen Pollenschlauch aufnehmen muss, so richtet sich die Zahl derselben, die in den Fruchtknoten eindringen, im Großen und Ganzen nach der Zahl der Samenknospen, welche dieser enthält; doch ist im Allgemeinen die Zahl der eindringenden Pollenschläuche größer als die der Samenknospen; wo diese sehr zahlreich sind, ist daher die Zahl der Pollenschläuche eine große, so z. B. bei den Orchideen, wo man sie als seidenglänzende weiße Bündel selbst mit unbewaffneten Auge im Fruchtknoten sehen kann.

Die Zeit, welche zwischen der Bestäubung und dem Eintreffen des Pollenschlauchs in der Mikropyle vergeht, hängt nicht bloß von der oft sehr beträchtlichen Länge des Wegs (z. B. bei Zea, Crocus), sondern auch von specifischen Eigenschaften der Pflanze ab; so brauchen nach Hofmeister die Pollenschläuche von Crocus vernus, um den 6—10 Ctm. langen Griffel zu durchsetzen, nur 24—72 Stunden, die von Arum maculatum, die kaum einen Weg von 2—3 Millim. zurückzulegen haben, mindestens 5 Tage, die der Orchideen 10 Tage, oder selbst einige Wochen und Monate, während welcher Zeit sich im Fruchtknoten erst die Samenknospen ausbilden oder oft selbst erst angelegt werden.

Der Pollenschlauch ist gewöhnlich sehr eng und dünnwandig, so lange er sich rasch verlängert; in die Mikropyle eingedrungen verdickt sich seine Wand meist rasch und sehr beträchtlich, wie es scheint, vorwiegend durch Quellung, so dass das Lumen nur einen engen Kanal darstellt; Hofmeister vergleicht ihn in diesem Zustand mit einer Thermometerröhre (so z. B. bei Liliaceen, Cacteen, Malven); zuweilen erweitert sich auch das Lumen des Schlauchs (Oenotheren, Cucurbitaceen). Der Inhalt besteht aus kör-

---

Flora 1875, pag. 125, wo die Literatur zusammengestellt ist, und Strasburger, Über Befruchtung und Zelltheilung, Jena 1878.

nigem Protoplasma, meist gemengt mit zahlreichen Stärkekörnchen. Die aus dem Pollenkorn stammenden Zellkerne werden nämlich auch nach STRASBURGER's Angaben im Pollenschlauch aufgelöst; bei Orchis erst, sobald die Pollenschlauchspitze den Embryosack erreicht[1]).

Innerhalb der Mikropyle trifft der Pollenschlauch entweder direkt auf den nackten Scheitel des Embryosackes oder gar, wie bei Watsonia und Santalum, auf die hinausragenden Gehilfinnen; sehr häufig ist aber noch ein Theil des Gewebes der Warze des Nucellus erhalten, durch welches er sich nun noch den Weg zum Embryosack zu bahnen hat. Die Haut am Scheitel des letzteren ist oft erweicht und wird nicht selten von dem vordringenden Ende des Pollenschlauchs eingestülpt, bei Canna sogar durchbrochen.

Die Berührung des Schlauchs mit dem Scheitel des Embryosackes oder mit dem Fadenapparat der Eizellen genügt zur Übertragung des Befruchtungsstoffes. Dieselbe findet nach STRASBURGER's Angaben in folgender Weise statt. An günstigen Objekten, wie Torenia asiatica, sieht man, dass der Pollenschlauch, wenn er die Gehilfinnen erreicht hat, an denselben fest anhaftet, und eher zerreißt, ehe er sich von denselben trennen lässt. Dann zeigt sich der Inhalt einer der Gehilfinnen getrübt, ihr Zellkern (?) und ihre Vacuole schwinden, ihr Protoplasma erscheint aus feinkörniger Substanz gebildet, später wird es sehr stark lichtbrechend und stimmt nun in Dichte, Körnelung und Färbung durchaus mit dem Pollenschlauchinhalt überein. Die andere Gehilfin zeigt entweder dieselben Vorgänge, oder nimmt am Befruchtungsprozess keinen Theil. Nun geben die Gehilfinnen ihre Gestalt auf, einzelne Theile lösen sich von ihnen los und haften an verschiedenen Stellen am Ei, das einzelne Theile der formlosen, aus einer oder beiden Gehilfinnen hervorgegangenen Masse in sich aufnehmen muss, denn sein Inhalt wird reicher an körnigen Stoffen, und es erscheint nun in Folge der Befruchtung von einer Cellulosemembran umgeben. In günstigen Fällen (Orchideen, Monotropa) sind im Ei nach der Befruchtung zwei Zellkerne wahrnehmbar, von denen der eine jedenfalls aus Substanz gebildet ist, die aus dem Pollenschlauche stammt (Spermakern), während der andere der Kern der Eizelle ist. Beide Kerne verschmelzen mit einander, und dann beginnt die Weiterentwicklung des schon früher mit einer Cellulosemembran umgebenen Eies zum Embryo. Der Pollenschlauch bleibt während des Befruchtungsvorganges geschlossen, es muss also zweifelhaft bleiben, in welcher Form der befruchtende Stoff durchtritt. — Die bei der Befruchtung nicht verwendete Gehilfin bleibt noch einige Zeit erhalten, verschwindet aber später ebenfalls, auch der Pollenschlauch wird später unkenntlich. —

---

1) Die Analogie mit den Gymnospermen ließe freilich vermuthen, dass eine Auflösung des Pollenschlauchkerns auch bei den Angiospermen nicht vorkommt, sondern derselbe bei der Befruchtung direkt eine Rolle spielt.

Die Befruchtung geht gewöhnlich schon kurze Zeit nach dem Eintreffen des Pollenschlauches am Embryosackscheitel vor sich. Es kommt jedoch

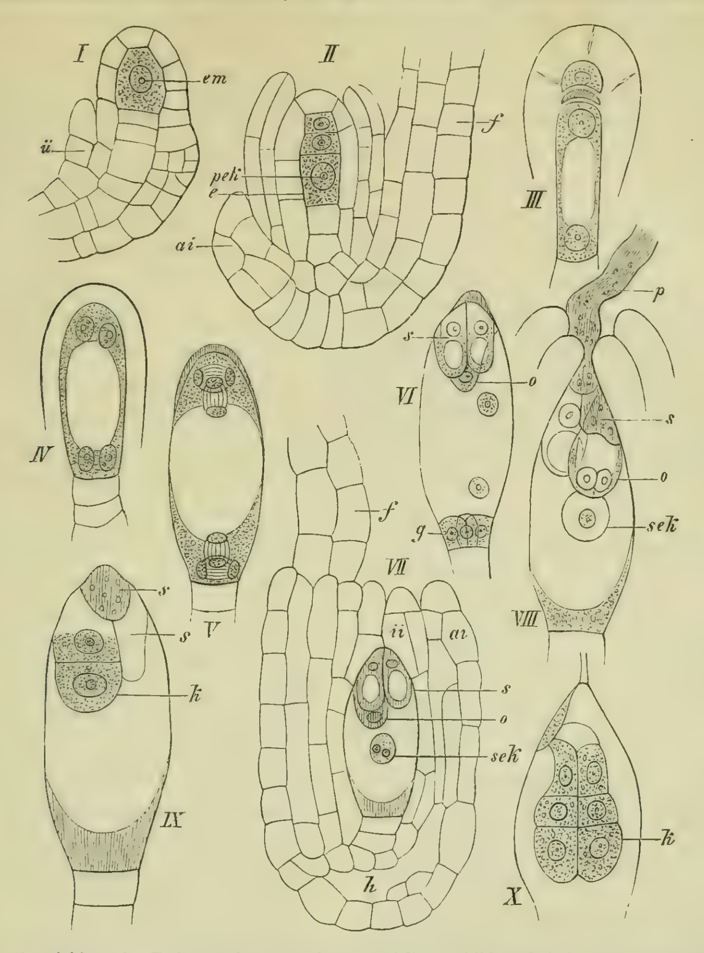


Fig. 321. Entwicklung des Embryosacks, Befruchtung und Embryobildung bei einer Orchidee. (Aus Bildern von Gymnadenia conopsea und Orchis pallens combinirt). Fig. VII etwa 200mal, die übrigen etwa 300mal vergrößert. *I* Anlage der Embryosackmutterzelle und des innern Integuments. *II* Zerfall der Embryosackmutterzelle in drei Schwesterzellen, die unterste dieser Zellen der vorläufige Embryosack. *III* Verdrängung der beiden oberen Schwesterzellen durch den anwachsenden Embryosack; zwei Zellkerne in demselben. *IV* Verdopplung der beiden Embryosackkerne. *V* Nochmalige Theilung dieser Kerne. *VI* Im vordern Embryosackende der Eiapparat bestehend aus den beiden Gehilfinnen (Synergiden) und dem tiefer inserirten Ei; im hinteren Embryosackende die drei Gegenfüßlerinnen. In der Embryosackhöhle zwei freie Zellkerne. *VII* die gerade fertige Samenknospe vor der Befruchtung. Die beiden freien Embryosackkerne sind zu dem einen secundären Embryosackkern, der noch zwei Kernkörperchen enthält, verschmolzen. *VIII* Befruchtung durch Vermittlung der einen Synergide (rechts) die in einen homogenen, starklichtbrechenden Plasmakörper verwandelt erscheint; zwei Zellkerne (der Spermakern und der Eikern) im Ei. *IX* die Keimanlage zweizellig. *X* Weitere Entwicklung des Keimes. Es bedeutet: *em* die Embryosackmutterzelle, *e* der Embryosack, *pek* der primäre Embryosackkern, *sek* der secundäre Embryosackkern, *s* die Synergiden, *o* das Ei, *g* die Gegenfüßlerinnen, *p* der Pollenschlauch, *k* der Keim (Embryo), *ii* das innere, *ai* das äußere Integument, *f* der Funiculus, *h* ein Intercellularraum. (Nach Handzeichnungen von Prof. Strasburger.)

nicht selten vor, dass nach dem Eintreffen des Pollenschlauchs lange Zeit vergeht, bis die dadurch angeregte Entwicklung beginnt: mehrere Tage, selbst mehrere Wochen bei vielen Holzpflanzen, wie Ulmus, Quercus,

Fagus, Juglans, Citrus, Aesculus, Acer, Cornus, Robinia, fast ein Jahr sogar bei amerikanischen Eichen (mit zweijähriger Samenreife); bei Colchicum autumnale trifft der Pollenschlauch spätestens anfangs November am Embryosack ein, aber erst im Mai des nächsten Jahres beginnt die Embryobildung (Hofmeister)[1].

Schon das Eindringen der Pollenschläuche in das leitende Griffelgewebe und in die Fruchtknotenhöhle bringt oft weitgreifende Veränderungen in der Blüthe hervor; ist diese mit zartem Perigon versehen, so verliert es gewöhnlich schon um diese Zeit seine Turgescenz, es welkt, um später ganz abzufallen; unter den Liliaceen ist es eine verbreitete Erscheinung, dass schon vor der Befruchtung der Samenknospen der Fruchtknoten lebhaft zu wachsen beginnt (Hofmeister); bei den Orchideen wird durch die Bestäubung nicht nur der Fruchtknoten zu einem lebhaften, oft lange dauernden Wachsthum veranlasst, sondern die Samenknospen selbst werden erst in Folge dessen befruchtungsfähig, in manchen Fällen sogar erst ihre Entstehung aus den sonst steril bleibenden Placenten eingeleitet (Hildebrand).

11) Folgen der Befruchtung im Embryosack, Bildung des Endosperms. — Die ersten Folgen der Befruchtung sind die oben geschilderten an den Gehilfinnen und an der Eizelle auftretenden. Sehr häufig noch vor der Theilung der Eizelle, spätestens während der Umbildung derselben in den Vorkeim beginnt die Endospermbildung. Dieselbe wird in allen Fällen eingeleitet durch Theilung des (secundären) Embryosackkernes, und weiterhin durch wiederholte Theilung der beiden Tochterkerne resp. Tochterzellen. Es treten hierbei zwei Modifikationen auf[2]: Bei einer großen Anzahl dicotyler Pflanzen ist die Kerntheilung im Embryosack auch mit Zelltheilung verknüpft, d. h. der Embryosack wird nach Theilung seines Zellkerns durch eine Querwand in zwei Zellen getheilt (z. B. Monotropa, Loranthaceen, Orobanchen, Labiaten, Campanulaceen), und durch weitere Theilung dieser Zellen wird das Endospermgewebe gebildet, das hier nicht selten nur bestimmte Stellen des Embryosackes er-

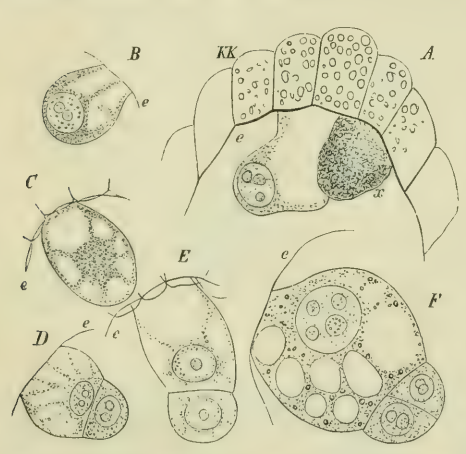


Fig. 322. Funkia cordata; *A* Scheitel des Embryosackes *e* bedeckt mit einer Zellanlage des Knospenkerns *KK*; *x* eine Gehilfin, daneben die eigenthümlich geformte Eizelle mit ihrem Kern. — *B*, *C* Eizellen vor, *D*, *E* solche nach der ersten Theilung; *F* der kugelige Vorkeim mit der zweizelligen Embryoanlage (550).

1) Hofmeister, Neue Beiträge (Abh. der K. sächs. Ges, d. Wiss. Bd. VI u. VII.)

2) Vgl. Strasburger, Zellbildung und Zelltheilung, III. Aufl. Jena 1880.

füllt. In einigen Fällen theilt sich auch der Embryosack durch eine Querwand in zwei Tochterzellen, deren obere die Embryoanlage enthält, und auf die gleich zu beschreibende Weise Endosperm in geringem Quantum erzeugt (Nymphaea, Nupha, Ceratophyllum, Anthurium nach HOFMEISTER). — Die zweite Art der Endospermbildung, wie sie bei den Monocotyledonen und den meisten Dicotyledonen auftritt, ist die durch »freie Zellbildung«. Bei derselben findet eine Fächerung des Embryosackes durch Zellwände zunächst nicht statt, es theilt sich der Embryosackkern, und die beiden Tochterkerne wiederholen die Theilung, durch deren weitere Fortsetzung schließlich eine Vielzahl von freien Zellkernen im Plasmabeleg des Embryosackes liegen und zwar sind diese Kerne fast immer nur in einfacher Schicht an Seitenwänden des Embryosackes vertheilt, nur in den beiden Enden desselben, um die befruchtete Eizelle und die Gegenfüßlerinnen, ist das Protoplasma öfters in stärkerer Lage angesammelt und die Zellkerne hier dann auch in mehreren Schichten vertreten. Der Embryosack ist während dieser Vorgänge noch bedeutend gewachsen. Erst wenn sein Wachsthum sistirt ist, beginnt die Zellbildung. Es grenzen sich einzelne Plasmaabschnitte, in deren Mitte gewöhnlich je ein Kern [1]) liegt, durch Wände von einander ab, die senkrecht auf der Embryosackwand stehen, und umgeben sich dann auch auf ihrer Innenseite mit Cellulosemembranen. So ist also der Embryosack zunächst ausgekleidet von einer einfachen Zellschicht, die nur an den oben erwähnten Orten durch eine mehrfache ersetzt wird. Die Zellen dieser Schicht beginnen sich alsbald zu vermehren und erfüllen so schließlich den ganzen Embryosack mit Endospermgewebe, falls dasselbe nicht schon frühzeitig vom heranwachsenden Embryo verdrängt wird. — Die Zellbildung um die freien Kerne findet aber

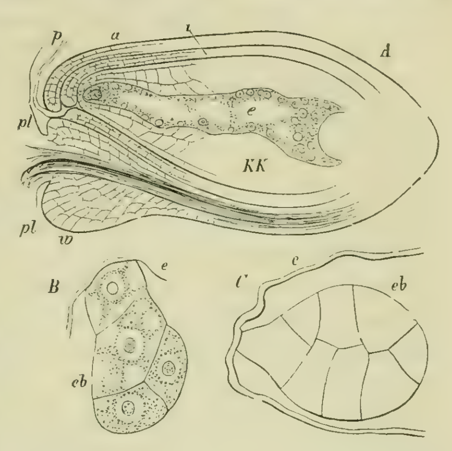


Fig. 323. Viola tricolor: *A* Längsschnitt der anatropen Samenknospe nach der Befruchtung; *pl* die Placenta, *w* Wulst an der Raphe, *a* äußeres, *i* inneres Integument; *p* der in die Mikropyle eingedrungene Pollenschlauch, *e* der Embryosack, er enthält (links) den Embryo und zahlreiche freie Zellkerne. — *B* und *C* die Scheitelwölbung zweier Embryosäcke *e*, mit dem daran gehefteten Embryo *eb*, dessen Embryoträger in *B* zweizellig ist.

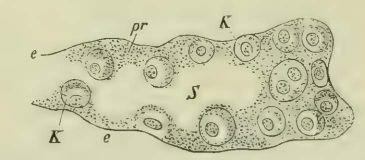


Fig. 324. Viola tricolor, hinterer Theil des Embryosackes; *e* die Haut desselben, *S* der Saftraum, *K* freie Zellkerne im Protoplasma (*pr*) eingebettet.

1) In manchen Fällen (Corydalis cava, Staphylea pinnata, Armeria vulgaris u. a.) auch mehrere, zwei, drei bis vier. Dieselben verschmelzen dann, wie STRASBURGER gezeigt hat (a. a. O. pag. 26), merkwürdiger Weise zu einem einzigen Kern.

gewöhnlich nicht gleichzeitig statt, sondern schreitet von einer bestimmten Richtung im Embryosack aus fort. Sie kann auch an beiden Enden des letzteren schon begonnen haben, während in den mittleren Regionen die freie Kerntheilung noch fortdauert. — Nimmt der Embryosack an Umfang sehr beträchtlich zu, so tritt die Erfüllung mit Endosperm erst sehr spät ein (z. B. Ricinus). Die Mitte des Sackes ist mit einer klaren Vacuolenflüssigkeit im unreifen Samen erfüllt; in dem zu ungeheurer Größe heranwachsenden Embryosack der Cocosnuss bleibt diese Flüssigkeit (die sog. Cocosmilch) sogar bis zur vollen Samenreife erhalten, indem das Endospermgewebe nur eine mehrere Millimeter dicke Schicht darstellt, welche die Innenseite der Samenschale auskleidet. — Wie schon angedeutet findet die Endospermbildung durch freie Zellbildung (d. h. durch Kerntheilung mit der zunächst keine Zellbildung, die erst später auftritt, verbunden ist) bei den Pflanzen statt, bei welchen der Embryosack sehr große Dimensionen erreicht, oder doch sehr rasch wächst, während in engen und langsam wachsenden Embryosäcken die Endospermbildung durch Fächerung des Embryosackes erfolgt. Nur bei wenigen Familien ist die Endospermbildung rudimentär, auf das vorübergehende Erscheinen einzelner freier Zellkerne oder Zellen beschränkt, so bei Tropaeolum, Trapa, Najadeen, Alismaceen, Potamogetoneen; bei den Orchideen unterbleibt selbst diese rudimentäre Endospermbildung.

Während der Endospermbildung vergrößert sich gewöhnlich der Umfang des Embryosackes, er verdrängt dabei das ihn etwa noch umgebende Gewebe des Knospenkerns; nur in einzelnen Fällen bleibt letzteres ganz oder theilweise erhalten; es füllt sich mit Nahrungsstoffen, gleich dem Endosperm, und vertritt dieses als Reservestoffbehälter für den Keim; bei den Scitamineen (Canna) ist dieses Gewebe, das P e r i s p e r m, sehr reichlich entwickelt, das Endosperm fehlt ganz: bei den Piperaceen und Nymphaeaceen ist dagegen im reifen Samen ein kleines Endosperm vorhanden, das aber in einer Ausbuchtung des viel massenhafteren Perisperms liegt.

Während das vom Embryosack umgebene Endosperm an Umfang zunimmt, bildet sich aus den Integumenten die Samenschale, welche dem Wachsthum desselben im Umfang folgt; bei Crinum capense (und einigen anderen Amaryllideen) aber zersprengt das fortwachsende Endosperm nach Hofmeister die Samenschale und sogar die Wand des Fruchtknotens, seine Zellen erzeugen Chlorophyll, das Gewebe bleibt saftig und bildet Intercellularräume (was sonst nicht geschieht), bei Ricinus erfolgt erst bei der Keimung des reifen, in feuchter Erde liegenden Samens ein ähnliches Wachsthum, welches die Samenschale zersprengt (Mohl) und das vorher etwa 8—10 Millim. lange Endosperm zu einem 20—25 Millim. langen flachen breiten Sack umformt, der die heranwachsenden Keimblätter so lange umgiebt, bis diese ihm sämmtliche Nährstoffe entzogen haben.

Bei den Monocotyledonen und vielen Dicotyledonen bleibt der Embryo

innerhalb des Endosperms klein, von ihm umhüllt oder seitlich berührt (Gräser); seine ohne Intercellularräume zusammenschließenden Zellen erfüllen sich bis zur Samenreife mit protoplasmatischer Substanz und fettem Öl oder Stärke oder mit beiden, in welchem Falle sie dünnwandig bleiben; das Endosperm erscheint dann als der mehlige (stärkereiche) oder fettige Kern des reifen Samens, neben oder in welchem man den Embryo zu suchen hat; nicht selten aber wird es hornartig vermöge einer beträchtlicheren Verdickung seiner (quellungsfähigen) Zellwände (Dattel und andere Palmen, Umbelliferen, Coffea u. a.); wird diese außerordentlich stark, so kann das Endosperm als steinharte Masse die Samenschale erfüllen, wie bei Phytelephas (dem vegetabilischen Elfenbein); in solchen Fällen dient dann die Verdickungsmasse der Endospermzellen, welche während der Keimung aufgelöst wird, neben dem protoplasmatischen und fettigen Inhalt derselben dem Keim zur ersten Nahrung. — Das reife Endosperm, wenn reichlich entwickelt, hat gewöhnlich die Form des ganzen reifen Samens, von dessen Schale es gleichmäßig überzogen wird; seine äußere Form ist daher meist einfach, häufig gerundet; doch kommen nicht selten, zumal bei den Dicotylen, beträchtliche Abweichungen von diesem Verhalten vor; so ist es z. B. bei Coffea die bekannte Caffeebohne, welche mit Ausnahme des winzigen Embryos, der in ihm verborgen ist, ganz aus dem hornigen Endosperm besteht; dieses aber ist, wie ein Querschnitt zeigt, eine mit ihren Rändern zusammengeschlagene Platte. — Das marmorirte Endosperm, welches den Kern der sogen. Muscatnuss (Samens von Myristica fragrans) sowie der Arecanuss (des Samens der Arecapalme) darstellt, verdankt seine Marmorirung dem Umstand, dass eine innere dunkele Schicht der Samenschale von außen her in Form strahlig gestellter Lamellen in enge faltenartige Einbuchtungen des hellen Endosperms hineinwuchert. — Das reife Endosperm ist entweder ein ganz solider Gewebekörper, oder es besitzt eine innere Höhlung, die z. B. bei der Brechnuss (Same von Strychnos nux vomica) einen flachen, engen, breiten Spalt darstellt, offenbar eine Folge davon, dass das von dem Umfang des Embryosackes aus nach innen wachsende Endosperm einen mittleren Raum frei lässt, der, wie schon erwähnt, bei der Cocosnuss sehr groß und mit Saft erfüllt ist; in solchen Fällen ist also das Endosperm ein hohler dickwandiger Sack, mit rundlichem oder spaltenförmigem Lumen.

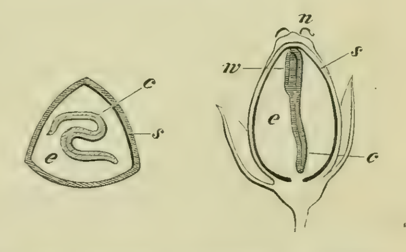


Fig. 325. Polygonum Fagopyrum, links Quer-, rechts Längsschnitt durch einen reifen Fruchtknoten. *n* vertrocknete Narben, *s* Samenschale, *e* Endosperm, *c* Cotyledonen, die, wie der Querschnitt zeigt, wellig gefaltet sind.

In sehr zahlreichen Familien der Dicotyledonen wachsen die ersten Blätter des Embryos (Keimblätter, Cotyledonen) vor der Samenreife zu so

umfangreichen Körpern heran, dass sie das bereits vorhandene Endosperm verdrängen und schließlich den ganzen vom Embryosack und der Samenschale umschlossenen Raum erfüllen, während der Axentheil des Keims und die zwischen den Cotyledonarbasen liegende Knospe desselben auch hier ein nur unbeträchtliches Volumen erlangen; in diesen dicken, fleischigen oder laubblattähnlichen und dann meist gefalteten Cotyledonen häuft sich die sonst im Endosperm aufgespeicherte Reservenahrung von protoplasmatischer Substanz und Stärke oder Fett an, um während der Entfaltung der Keimtheile verbraucht zu werden. Diese Anfüllung der Cotyledonen mit so reichlichen Mengen von Reservenahrung scheint durch Aufnahme derselben aus dem Endosperm stattzufinden, und so liegt der Unterschied dieser im reifen Zustand endospermfreien Samen von den endospermhaltigen wesentlich nur darin, dass bei ihnen die Reservenahrung des Endosperms schon vor der Keimung in den Embryo übergeht, was bei jenen erst während derselben geschieht. Das Vorkommen endospermhaltiger und endospermfreier reifer Samen ist innerhalb größerer Formenkreise mehr oder minder constant und daher systematisch verwerthbar; endospermfrei sind z. B. von den bekannteren Familien die Compositen, die Cucurbitaceen, die Papilionaceen, die Cupuliferen (Eiche, Buche) u. a. Zuweilen vergrößert sich der Embryo auch nur so weit, dass das Endosperm als eine ihn umgebende ziemlich dünne Haut erscheint.

Wir kehren nun noch einmal zu der eben befruchteten Samenknospe zurück. Wie bei den Gymnospermen verwandelt sich auch bei den Angiospermen die Eizelle gewöhnlich nicht unmittelbar in den Embryo. Ihr der Mikropyle zugekehrtes Ende verwächst mit der Haut der Scheitelwölbung des Embryosackes, sie verlängert sich sodann, ihr freies Ende nach dem Grunde der Samenknospe hingekehrt, und erleidet dabei eine oder einige Quertheilungen. Aus den beiden Endzellen (s. unten) dieser Zellreihe[1]) geht gewöhnlich der Embryo, aus den andern der Embryoträger hervor.

Als Beispiele für die Embryoentwicklung mögen die seit Hanstein's Untersuchungen viel erörterten Embryonen von Alisma Plantago und Capsella bursa pastoris dienen. Es handelt sich dabei um die Frage, wie und wo die ersten Organe am Embryo (Wurzel, Stammknospe, Cotyledonen) entstehen, und wie sich Dermatogen, Periblem und Plerom differenziren. Vor Allem ist hervorzuheben, dass die Wurzel immer am hinteren, der Anheftungsstelle zugekehrten Theile des Embryos, die Stammknospe sich seitlich (Monoc.) oder endständig am freien, der Anheftungsstelle abge-

1) Der Embryo wird in diesem Zustande d. h. vor der Differenzirung des Embryokügelchens auch hier als »Vorkeim« bezeichnet. Über Embryoentwicklung vgl. Hanstein, Entwicklungsgesch. des Keims der Monoc. u. Dic. in dessen bot. Abhandl. I. Bd. — Westermaier, Capsella bursa pastoris, Flora 1876, Hegelmaier, Bot. Ztg. 1874 pag. 631; Koch, Orobanche, Pringsheim's Jahrb., XI. Bd. pag. 218; Famintzin, Embryol. Studien, Mém. de l'acad. imp. de St. Petersbourg, Sér. XXVI. Weiteres unten.

kehrten Theile bildet. — Am übersichtlichsten ist das Beispiel für die Dicotylen-Embryoentwicklung bei Capsella. Die befruchtete Eizelle streckt sich zunächst zu einem, ziemlich langen Schlauche, der in seinem oberen, der Mikropyle abgekehrten Ende durch eine Anzahl von Querwänden abgetheilt wird. Aus der Endzelle dieser Zellreihe (des Vorkeims) geht der Embryo der Hauptsache nach hervor. Es lassen sich in der Entwicklung desselben drei Stadien unterscheiden: in der ersten bildet er sich zur Kugelform um, ohne äußere Gliederung, während innen die verschiedenen Meristemschichten sich schon von einander gesondert haben. Im zweiten Stadium gliedert sich der Embryo in Wurzel, Stammtheil und Cotyledonen und im dritten wächst er in allen seinen Theilen zur Keimreife heran. — Die Embryoentwicklung beginnt, indem die erwähnte Endzelle etwas an-

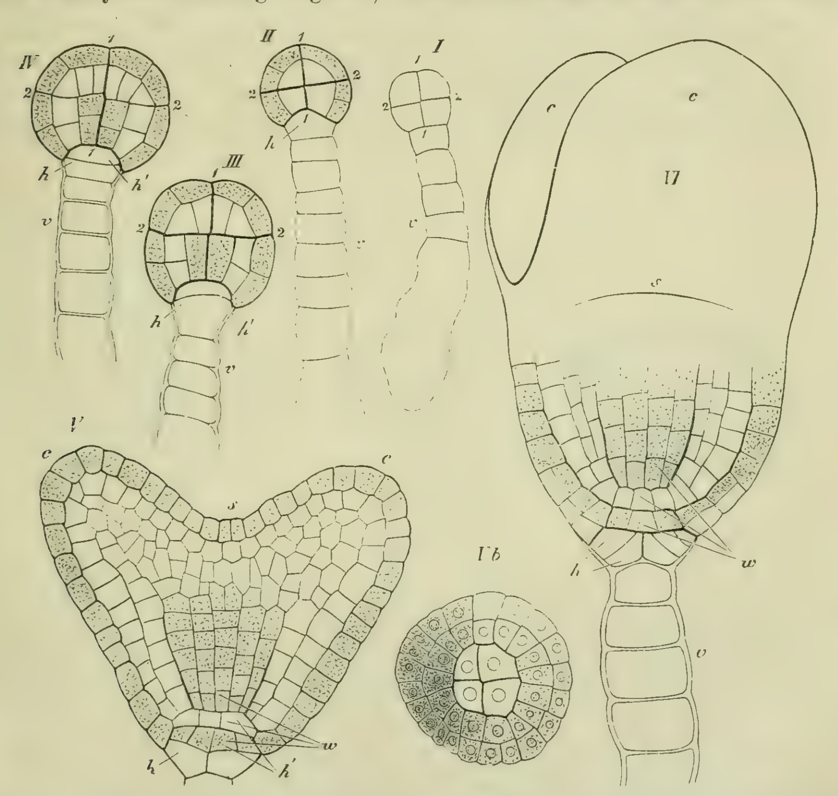


Fig. 326. Darstellung der Keimbildung von Capsella bursa pastoris nach Handzeichnungen Hanstein's. Entwicklungsfolge von *I—VI* (*Vb* Wurzelende von unten gesehen); 1, 1—2, 2, die ersten Theilungen der Scheitelzelle des Vorkeims; *hh'* die Hypophyse, *v* Vorkeim, *c* die Cotyledonen, *s* Scheitel der Axe, *w* die Wurzel. Dermatogen und Plerom sind dunkel gehalten.

schwillt, und nun durch eine Radialwand (1, 1, Fig. 326) sich in zwei Hälften theilt. Wie das gewöhnlich bei zu annähernd kugelförmigen Organen heranwachsenden Zellen (z. B. auch bei den Embryonen der Gefäßkryptogamen) der Fall ist, folgt dieser ersten eine zweite auf ihr rechtwinklige

Längswand (in der Fig. 326 I in der Ebene des Papieres liegend) und dann eine auf beiden rechtwinklige Querwand (2 Fig. 326 I), so dass das Embryokügelchen aus acht Kugeloktanten besteht.

Aus der durch die Querwand (2 Fig. 326) abgetrennten oberen Embryohälfte gehen späterhin die Cotyledonen und die Stammknospe, aus der unteren der Wurzelkörper resp. das hypocotyle Glied hervor. Zunächst werden nun in der Regel in jedem der Oktanten durch seine perikline Wand eine äußere (»Schalen-) und eine innere Zelle von einander getrennt. Die äußeren in der Figur dunkel gehaltenen Zellen stellen das Dermatogen (die junge Epidermis) dar, die Zellen desselben theilen sich von jetzt ab nur mehr durch Wände rechtwinklig auf der Außenfläche d. h. nur durch Antiklinen, während perikline Theilungen ganz ausbleiben. Aus den inneren Zellen gehen Periblem und Plerom hervor. Die Theilungen in diesen Zellen werden durch die Figuren *III* und *IV* veranschaulicht. Nach Famintzin werden die Zellschichten (»Initialen«), aus denen Periblem und Plerom hervorgehen, schon frühe von einander gesondert und bleiben dies auch späterhin

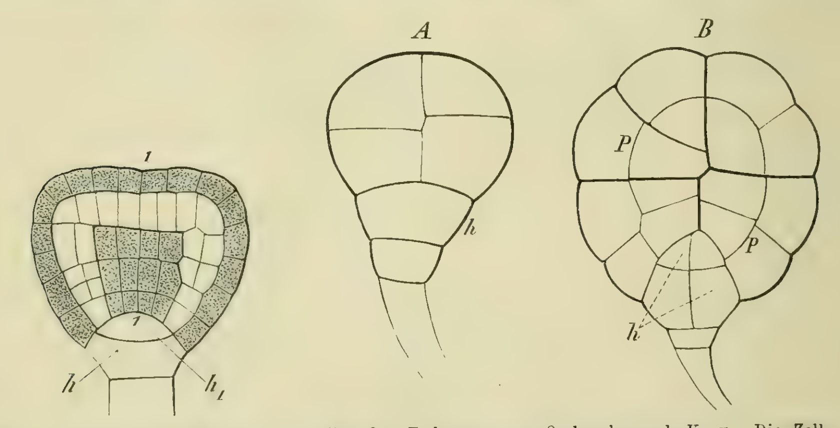


Fig. 327. Capsella bursa pastoris. Embryo mittlerer Entwicklung (kurz vor Anlegung der Cotyledonen) im optischen Längsschnitt nach Hanstein, etwas schematisirt. Die Hypophyse hat sich getheilt in die Zellen *h* und h_1.

Fig. 328. Embryonen von Orobanche nach Koch. Die Zelltheilungen stimmen mit denen von Capsella im Allgemeinen überein, nur tritt z. B. in dem obern linken Oktanten zuerst die Antikline dann erst die Perikline *P* auf. (Ähnliche Unregelmäßigkeiten finden sich zuweilen auch bei Capsella.) *h* Hypophyse, *p* die Perikline durch welche das *D*ermatogen geschieden worden ist.

(Fig. 326 giebt dies Verhältniss nicht ganz richtig wieder, vgl. Fig. 327). Später flacht sich der kugelig gewordene Embryo ab, die Gestalt des Embryos wird dreieckig, dann herzförmig (Fig. *V* 326), indem sich an beiden Seiten des Scheitels desselben zwei umfangreiche Protuberanzen, die Cotyledonen, erheben. Unterdessen sind aber auch am Wurzelende des Embryos weitere Differenzirungen vor sich gegangen. Die an den Embryo anstoßende Zelle des Vorkeims wird mit zum Aufbau des Embryos verwendet. Die untere Querwand des letzteren wölbt sich nach unten concav, so dass die erwähnte Zelle als Theil des Embryokügelchens, als Abschluss

desselben nach unten erscheint (h Fig. 326). Sie zerfällt durch eine Querwand noch in zwei Zellen, von denen die dem Embryoträger benachbarte am Embryoaufbau keinen weiteren Antheil nimmt. Die obere der beiden Zellen (von Hanstein als Hypophyse bezeichnet) aber zerfällt durch eine uhrglasförmig gebogene Querwand in zwei übereinandergelegene Zellen h und h_1 Fig. 327. Die beiden Zellen werden, wie Fig. 326 *V* zeigt, zunächst durch Längswände gespalten, dann die untere derselben durch eine Querwand. Die aus der oberen der beiden Hypophysenzellen hervorgegangenen Zellen bilden den Periblem-Abschluss des Wurzelkörpers, während aus der unteren eine in Fig. *V* schattirte Zellschicht hervorgeht, die sich an das Dermatogen anschließt und die erste Kappe der Wurzelhaube darstellt, welch letztere aus dem von entsprechenden Spaltungen durch Zellwände begleiteten weiteren Wachsthum derselben hervorgeht, wie dies aus Fig. 328 abzunehmen ist. Die Wurzelhaube kann hier also einfach als eine Wucherung des Dermatogens bezeichnet werden; diese peripherische Gewebeschicht, die sonst einfach bleibt und in Dauergewebe übergehend die

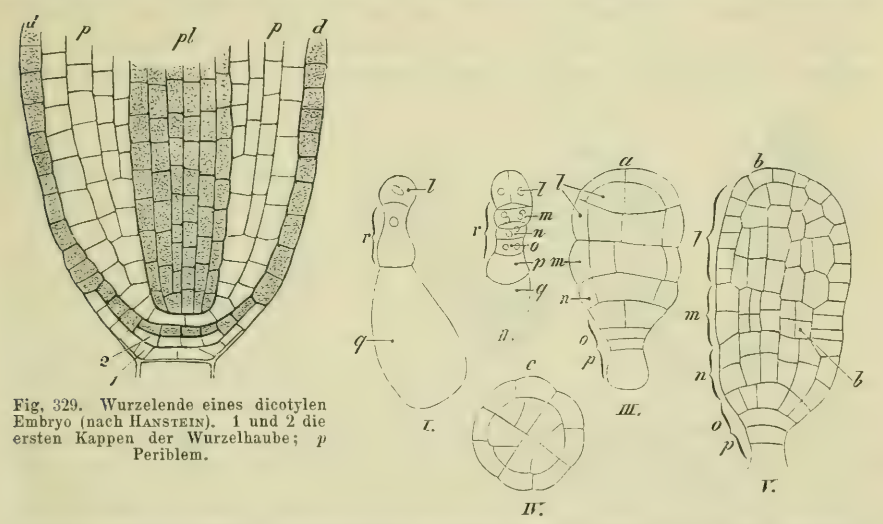


Fig. 329. Wurzelende eines dicotylen Embryo (nach Hanstein). 1 und 2 die ersten Kappen der Wurzelhaube; *p* Periblem.

Fig. 330. Embryoentwicklung von Alisma Plantago nach Famintzin. *I* Vorkeim aus drei Zellen bestehend. Die Zelle *q* schwillt später kugelig an, aus *l* geht der Cotyledon, aus *r* Theile des Embryos und des Embryoträgers hervor; *II* aus der mittleren Zelle, *r*, sind durch drei Querwände (in basipetaler Reihenfolge) 4 Zellen, *m*, *n*, *o*, *p* entstanden, aus *n* entsteht die Wurzel, aus *o* und *p* die Hypophyse des Embryos. *III* oberer Theil eines weiter entwickelten Embryo, an welchem durch perikline Wände das Dermatogen abgesondert ist, mit *l* ist der Theil der Zellen bezeichnet, die aus der Endzelle *l* der vorigen Figur hervorgingen. *IV* optischer Querschnitt desselben Embryos. *V* älterer Embryo an dem seitlich rechts, wo die größeren Zellen des Dermatogens liegen, die Anlage der Stammknospe kenntlich ist, die Bezeichnung mit Buchstaben bezieht sich auf die durch Theilung der entsprechenden Zellen entstandenen Zellcomplexe (vgl. auch Fig. 332).

Epidermis darstellt, wächst da, wo sie den Vegetationspunkt der Wurzel überzieht, auch in die Dicke und erfährt periodisch wiederkehrend tangentiale (Flächen-) Theilungen; von den jedesmal entstehenden zwei Schichten wird die äußere zu einer Kappe der Wurzelhaube (*wh* in Fig. 333 und 2 in Fig. 329), die innere bleibt Dermatogen und wiederholt demnächst

denselben Vorgang; dieses den Vegetationskegel der Wurzel überziehende Dermatogen verhält sich also ähnlich wie eine Phellogenschicht, wenn auch darin ein Unterschied besteht, dass die vom Korkcambium erzeugten Zellen sofort Dauerzellen werden, während die der Kappe noch theilungsfähig bleiben, so dass aus der einfachen vom Dermatogen abgetrennten Schicht eine mehrschichtige Kappe der Wurzelhaube entsteht, deren Wachsthum im Centrum am lebhaftesten ist und nach dem Umfang hin erlischt. Bei andern Angiospermen ist die Entstehung der Wurzelhaube, wie unten berührt werden soll, eine andere.

Als Beispiel für die Embryoentwicklung einer monocotylen Pflanze diene Alisma Plantago. Fig. 330 *I* zeigt ein dreizelliges Stadium des Embryos, die unterste Zelle (*g*) des Vorkeims ist hier blasig angeschwollen. Die mittlere Zelle (*r*) zerfällt nun durch eine Anzahl in basipetaler Reihenfolge auftretender Querwände, während gleichzeitig in der obersten Zelle (*l*) auch Längswände auftreten, und zwar erfolgt wie bei Capsella die Bildung zweier auf einander rechtwinklig stehender Wände. Hier geht indes die Hauptmasse des Embryos nicht aus der obersten Zelle des Vorkeims allein hervor, sondern wie *III* zeigt, betheiligen sich an der Bildung desselben auch die Zellen *m* und *n*. Die Abscheidung des Dermatogens durch perikline Wände erfolgt hier relativ später als bei Capsella, die Zellschichten, aus denen das Periblem und Plerom hervorgehen, sind aber nach Famintzins Untersuchungen von Anfang an ebenso scharf geschieden wie dort. Die Organanlage am monocotylen Embryo ist aber eine andere als die am dicotylen. Bei Alisma wird nämlich die ganze obere, den Scheitel des Embryos einnehmende Gewebemasse zum Cotyledon. Dieser ist hier also **terminal** am Embryo, während der Stammvegetationspunkt sich **seitlich** an demselben bildet (vgl. die kleine Einsenkung auf der rechten Seite von Fig. *V*). Es lässt sich diese Sonderung schon auf die ersten Zelltheilungen zurückführen. Aus der obersten, mit *l* bezeichneten Zelle und ihren Theilungsprodukten geht der Cotyledon hervor, die nächstuntere (*m*) bildet den mittleren, scharf vom Cotyledon und der Wurzel gesonderten Theil, aus welchem die Stammknospe hervorwächst, die dritte Zelle *n* wird zum Wurzelkörper, *o* und *p* bilden die Hypophyse und (letztere) einen Theil des Embryos.

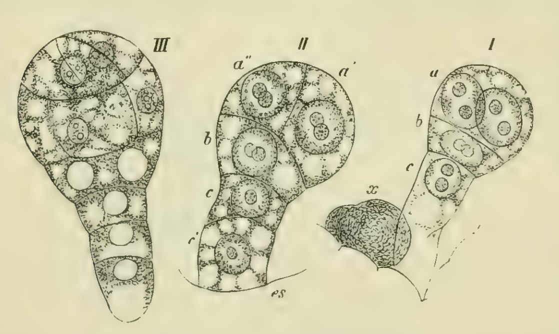


Fig. 331. Embryonen verschiedener Entwicklung von Allium Cepa. Bei *I* enthält die kugelige Endzelle zwei Kerne; bei *II* ist sie in *a'* und *a''* zerfallen, ebenso hat sich *c* in *I* in *c* und c_1 in *II* getheilt. *x* Rest einer Gehilfin.

Aus der Hypophyse geht, wie die Vergleichung der Fig. 332 zeigt,

in ähnlicher Weise wie bei Capsella der Abschluss des Wurzelkörpers hervor.

Die beiden hier kurz geschilderten Beispiele sind nun aber weit davon entfernt, als allgemein gültige Schemata für die Embryoentwicklung der Mono- und Dicotyledonen gelten zu können. Fast in allen der geschilderten Differenzirungsvorgänge finden sich bei andern untersuchten Formen Abweichungen. Was zunächst die Organanlage betrifft, so wurde als wichtiger Unterschied der Mono- von den Dicotyledonen hervorgehoben, dass bei den ersteren der Cotyledon scheitelständig, terminal ist, während die beiden Cotyledonen der letzteren seitlich am obern Ende des Embryos hervorsprossen, wenn sie oft auch (wie z. B. bei Capsella) den obern Theil des Embryos so sehr in Anspruch nehmen, dass die Stammknospe nicht als gesonderter Höcker zwischen ihnen erkennbar ist. Es giebt nun aber, wie Solms-Laubach gezeigt hat[1]), monocotyle Embryonen, bei welchen die Co-

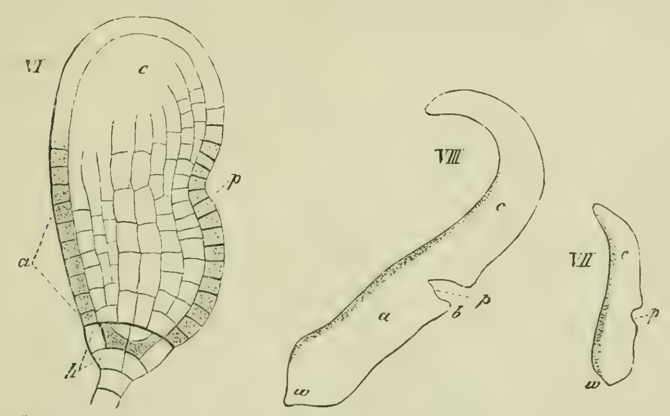


Fig. 332. Ältere Embryonen von Alisma Plantago nach Handzeichnungen Hansteins: *c* Cotyledon, *p* Stammvegetationspunkt, *a* hypocotyles Glied, *w* Wurzel, *h* Hypophyse. In *VI* ist das Dermatogen dunkel gehalten,

tyledonen nicht als terminale, sondern als seitliche Bildung am Embryo auftreten. Dies ist der Fall bei den Dioscoraceen und einigen (vielleicht allen) Commelyneen. Der Stammvegetationspunkt nimmt hier urspünglich das Ende des Embryos ein, und wird erst später durch die Entwicklung des unterhalb resp. seitlich vom Stammvegetationspunkt entstehenden Cotyledon in eine seitenständige Lage gerückt[2]).

Nicht alle Embryonen besitzen ferner einen Embryoträger, resp. einen

1) H. Graf zu Solms-Laubach: Über monocotyle Embryonen mit scheitelbürtigem Vegetationspunkt. Bot. Ztg. 1878. p. 65 ff.

2) Für die »morphologische Natur« der Cotyledonen ist es ganz gleichgiltig, wo und wie dieselben am Embryo entstehen, denn dass die Cotyledonen als Blattgebilde zu bezeichnen sind, geht schon daraus hervor, dass sie in vielen Fällen im fertigen Zustand von den ersten Laubblättern sich nur wenig unterscheiden.

Vorkeim. Die befruchtete Eizelle von Pistia z. B. wandelt sich in einen kugeligen Zellkörper um, der direkt den Embryo vorstellt. Bei manchen Orchideen dagegen zeigt der Embryoträger eine eigenartige Entwicklung, indem er aus der Mikropyle herauswächst als eine durch Querwände gegliederte Zellreihe, die dem Embryo Nährstoffe zuführen, indem sie sich an Orte (z. B. die Placenten) anlegen, wo solche vorhanden sind[1]. Bei Lupinusarten dagegen trennen sich die Zellen des langen Embryoträgers schon frühe von einander, so dass der Embryo dann frei an einem von der Mikropyle entfernten Orte im Embryosack liegt[2].

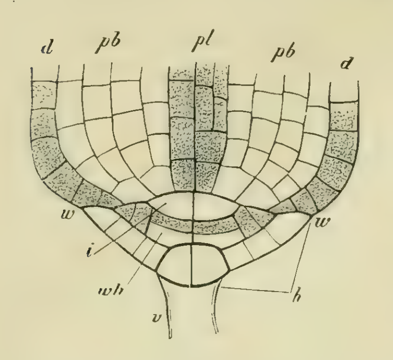


Fig. 333. Schematische Darstellung der Entstehung der Hauptwurzel bei Monocotyledonen und ihres Zusammenhangs mit dem Stamm nach einer Handzeichnung HANSTEIN's. *v* Embryoträger, *h* Hypophyse, *ww* Grenze von Wurzel und Stamm; *wh* Wurzelhaubenkappe; *d* Dermatogen, *pb* Periblem, *pl* Plerom.

Sehr variabel ist ferner noch die äußere Form des Embryos und die dadurch bedingte Anordnung seines Zellnetzes, ferner die Art und Weise der Differenzirung der Wurzelhaube, und zwar finden diese Schwankungen nach HEGELMAIER's Untersuchungen[3]) auch innerhalb ein- und desselben Verwandtschaftskreises statt. Diese Schwankungen beziehen sich auch auf die Zahl der Zellen des Vorkeims, die zur Bildung des Embryos verwendet werden. Sie beträgt bei den Cruciferen (s. o. Capsella) und andern zwei, bei andern drei und mehr. Die Differenzirung der Wurzelspitze findet bei den Gräsern z. B. tief im Innern des Gewebes des Keimlings statt, daher ist dieselbe von einer Gewebeschicht überdeckt, die sie bei der Keimung durchbrechen muss, die als Coleorrhiza (Wurzelscheide) bezeichnet wird, und ähnliche Verhältnisse finden sich auch bei Dicotylen, z. B. Geranium, wo von einer Hypophyse wie bei Capsella ebenfalls keine Rede ist, sondern die Wurzelspitze nach hinten an das Gewebe eines vielzelligen Embryoträgers grenzt. Nicht selten entstehen im Embryo schon vor der Samenreife neben der bis jetzt betrachteten Hauptwurzel auch Seitenwurzeln, so z. B. bei vielen Gräsern und manchen Dicotylen, wie bei Impatiens nach HANSTEIN und REINKE, bei Curcurbita nach SACHS' Beobachtungen; bei Trapa natans abortirt die Hauptwurzel frühzeitig, aus dem hypocotylen Axenstück entstehen aber frühzeitig Seitenwurzeln. — Auch der Grad der Ausbildung,

1) Vgl. TREUB: Notes sur l'embryogenie de quelques Orchidées. Naturkund. Verhandl. der koninkl. Akademie. Deel XXI 1879.

2) STRASBURGER: Bemerkung. über vielkernige Zellen und Embryogenie von Lupinus. Bot. Ztg. 1880. — HEGELMAIER, ebendaselbst.

3) HEGELMAIER: Vergl. Untersuchungen über Entwicklung dicotyledoner Keime. Stuttgart 1878.

den der Embryo im Samen erfährt, ist bei den einzelnen Samen ein sehr verschiedener. Während bei manchen Pflanzen die Stammknospe (»Plumula«) des Embryos schon innerhalb des Samens außer den Cotyledonen mehrere Blätter besitzt, ist der Embryo vieler als Schmarotzer oder als Humuspflanzen lebender Angiospermen ein ungegliederter Zellkörper, an dem von Cotyledonen und Wurzel noch nichts zu sehen ist.

Adventiv-Embryonen und Polyembryonie. So beträchtlich auch die Schwankungen in der Embryoentwicklung in den oben besprochenen Fällen sind, so haben dieselben doch das Gemeinsame, dass es immer der aus der Eizelle hervorgehende Embryo ist, um den es sich handelt. Anders verhalten sich, nach STRASBURGERS interessanter Entdeckung[1]), eine Anzahl von Mono- und Dicotylen, bei welchen die Embryonen nicht oder selten aus dem Ei, sondern durch Sprossung aus dem Embryosack benachbarten Zellen des Nucellus hervorgehen. Hierher gehören Funkia (ovata), Nothoscordum, Citrus Aurantium, Mangifera indica, Coelebogyne ilicifolia u. a. Funkia ovata (Fig. 334) hat einen, wie gewöhnlich aus zwei Gehilfinnen und einer Eizelle bestehenden Eiapparat. Das Ei wird auch befruchtet, allein es entwickelt sich nicht oder nur selten zum Embryo. Dagegen treten in befruchteten Samenknospen Adventiv-Embryonen der erwähnten Art auf. Zellen des Nucellus, welche den Scheitel des Embryosackes bedecken (*I* Fig. 334) füllen sich mit Plasma, schwellen an, und theilen sich (*II* Fig. 334). Und zwar kommt hier, da eine größere Anzahl von Nucellus-Zellen die erwähnte Aussprossung zeigen, Polyembryonie zu Stande. Die so angelegten Adventivembryonen wachsen immer mehr in die Höhlung des Nucellus hinein, indem sie den Embryosack vor sich herschieben und ganz den Habitus ächter Embryonen gewinnen. Ähnlich ist der Vorgang bei Nothoscordum fragrans. Bei Citrus Aurantium gehen die Adventivembryonen hervor aus einzelnen Zellen des Nucellus, die entweder am Embryosackscheitel oder auch tiefer liegen, ja vom Embryosack selbst durch mehrere andere Zellen getrennt sein können. —

Coelebogyne ilicifolia ist dadurch interessant, dass sie früher als Beispiel für Parthenogenesis bei Phanerogamen aufgeführt wurde. Obwohl nämlich diese Pflanze bei uns nur in weiblichen Stöcken kultivirt wird (sie ist diöcisch), bringt dieselbe doch oft keimfähige Samen hervor, die öfters polyembryonisch sind. Auch hier findet sich ein normal ausgebildeter Eiapparat, der aber, da das Ei hier (Mangels an Pollen wegen) nicht befruchtet werden kann, bald zu Grunde geht. Es handelt sich hier also nicht um Parthenogenesis, diese würde nur dann stattfinden, wenn aus dem Ei ohne Befruchtung ein Embryo hervorgehen würde, wie bei Chara crinita (s. o. pag. 170), sondern die Embryonen bilden sich auch hier durch

---

1) STRASBURGER: Über Befruchtung und Zelltheilung. Jena 1878. — Über Polyembryonie. Jen. Zeitschr. für Naturwissensch. Bd. XII.

Sprossung von Zellen des Nucellus. Es gleicht also dieser Fall dem der oben beschriebenen apogamen Farnprothallien, wo die Embryobildung ebenfalls durch ungeschlechtliche Sprossung ersetzt wird. Ob das Ei von Coelebogyne nicht doch befruchtungs- und entwicklungsfähig ist, muss dahin gestellt bleiben. —

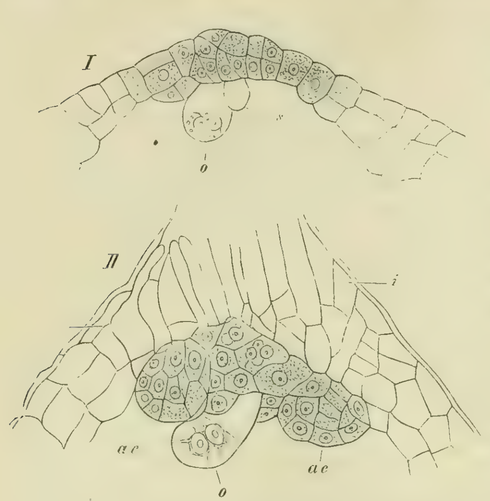


Fig. 334. Bildung der Adventivkeime bei Funkia ovata, etwa 150mal vergr. *I* die Zellen am Scheitel des Nucellus mit Inhalt angefüllt, unter demselben das befruchtete Ei mit zwei Zellkernen und der Rest einer Gehilfin. *II* An den mit Inhalt angefüllten Nucelluszellen sind Adventivkeime in Mehrzahl hervorgegangen; im Übrigen ist der Nucellus verdrängt, und stark verdickte Integumentzellen stoßen unmittelbar an den Embryosack. Das Ei ist vorhanden und hat sich sogar in drei Zellen getheilt. Es bedeutet: *o* das Ei, *s* die Gehilfin, *ae* die Adventivkeime, *i* die Integumentzellen. (Nach STRASBURGER.)

Polyembryonie kann übrigens auch auf andere Weise als durch Bildung von Adventivembryonen bei Angiospermen zu Stande kommen. So findet man bei Orchideen öfters zwei Samen im Embryosack (z. B. Gymnadenia conopsea), die wahrscheinlich durch Verdoppelung des Eies (vor der Befruchtung) entstanden sind. Außerdem findet man in abnormen Fällen zwei Nucelli innerhalb eines Integuments, jedes derselben kann einen Embryo produciren. — Dass in manchen Samenknospen mehr als ein Embryosack angelegt wird, wurde schon oben betont. Zur vollen Entwicklung kommt aber nur einer, so dass durch dies Verhältniss — wenigstens in den bis jetzt beobachteten Fällen — ein Anlass zur Polyembryonie nicht gegeben ist.

12) Ausbildung von Same und Frucht. Während im Embryosack das Endosperm und der Embryo sich ausbilden, wächst nicht nur die Samenknospe, sondern auch die sie umgebende Fruchtknotenwand. Indem aus gewissen Zellschichten der Integumente oder aus dem ganzen Gewebe derselben sich die Samenschale bildet, deren Bau ein äußerst verschiedener sein kann, wird die Samenknospe mit ihrem durch die Befruchtung entstandenen Inhalt zum Samen; die Fruchtknotenwand, die Placenten und Scheidewände des Ovariums nehmen nicht nur an Volumen zu, sondern erfahren die mannigfaltigsten Veränderungen der äußeren Umrisse und noch mehr der inneren Struktur; sie stellen mit dem Samen zusammen die Frucht dar; die veränderte Fruchtknotenwand führt fortan den Namen Pericarpium; ist eine äußere Hautschicht besonders differenzirt, so heißt diese Epicarpium, die innere Endocarpium; nicht selten liegt zwischen beiden eine dritte Schicht, das Mesocarpium. Je nach der ursprünglichen Form des Fruchtknotens und der Struktur seines Gewebes im reifen Zu-

stand unterscheidet man eine Reihe typischer Fruchtformen, deren Nomenclatur unten im Anhang aufgeführt werden soll. Nicht selten erstreckt sich aber die lange Reihe tiefgreifender Veränderungen, welche die Befruchtung hervorruft, auch auf Theile, welche nicht zum Fruchtknoten, selbst auf solche, die nicht einmal zur Blüthe gehören; da sie aber in physiologischer Hinsicht mit zur Frucht gehören und gewöhnlich mit dieser zusammen ein Ganzes darstellen, welches von den übrigen Theilen der Pflanze sich scharf abgrenzt, so mag ein derartiges Gebilde (z. B. die Feige (Fig. 335), Erdbeere, Maulbeere) als Scheinfrucht bezeichnet werden.

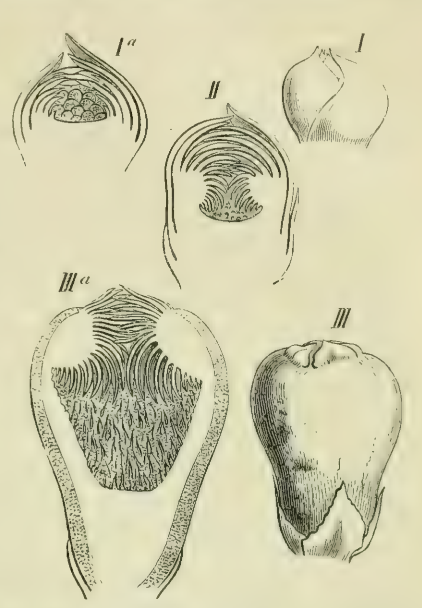


Fig. 335. Entwicklung der Inflorescenz von Ficus Carica nach PAYER. *Ia*, *II* Inflorescenzanlage von außen umhüllt von Hüllblättern, die bei *III* an der Basis der Inflorescenz stehen. *I*, *II* und *IIa* Längsschnitte. Die Inflorescenzaxe vertieft sich und wird becherförmig; aus der Mündung des Bechers sprossen eine Anzahl Hüllblätter, aus seiner Innenfläche die Blüthen hervor.

Zu einer gewissen Zeit löst sich entweder die Frucht sammt ihrem Samen von der übrigen Pflanze ab, oder der Same allein trennt sich von der aufgesprungenen Frucht; dies ist die Zeit der Reife. Bei vielen Species stirbt mit der Reife der Früchte die ganze Pflanze ab: eine solche Species wird monokarpisch (nur einmal Früchte tragend) genannt; die monokarpischen Pflanzen sind zu unterscheiden in solche, die schon in der ersten Vegetationsperiode fruktificiren (annuelle Pflanzen), oder erst in der zweiten (bienne Pflanzen), oder endlich erst nach mehreren oder vielen Vegetationsperioden (monokarpisch perennirend, z. B. Agave americana). Die meisten Angiospermen sind aber polykarpisch, d. h. die Lebensfähigkeit des Exemplars wird durch die Fruchtreife nicht erschöpft, die Pflanze wächst fort und fruktificirt periodisch von Neuem, sie ist polykarpisch perennirend.

1. Zur Blüthenanatomie. Von den oben erwähnten Strukturverhältnissen in den Blüthen heben wir hier noch das Leitungsgewebe und die Nektarien hervor, deren Kenntniss in neuerer Zeit durch verschiedene Arbeiten gefördert worden ist.

a) Leitungsgewebe[1]). Die Schläuche, welche die Pollenkörner auf der klebrigen Narbenoberfläche treiben, haben zu den Samenknospen oft einen relativ beträchtlichen Weg zurückzulegen. Das Leitungsgewebe hat nun die doppelte Aufgabe, einmal

1) Vgl. BEHRENS, Über den anat. Bau des Griffels u. der Narbe, Dissert. Göttingen 1875; CAPUS, Anatomie du tissu conducteur; Ann. de scienc. nat. Bot. 6. Sér. T. VII 1878; DALMER, Über die Leitung der Pollenschläuche bei den Angiospermen. Jen. Zeitschr. für Naturw. Bd. XIV.

den Pollenschläuchen das plastische Material zu ihrem Wachsthum zu liefern, da die im Pollenkorn selbst aufgespeicherten Nährstoffe bald aufgezehrt sind, andererseits die Pollenschläuche zu veranlassen, dass sie die Mikropyle finden und in dieselbe hineinwachsen. Dazu ist also ein Leitungsgewebe einmal im Griffel und dann im Fruchtknoten resp. an der Samenknospe selbst nöthig. Im Griffel entsteht dasselbe bei den Pflanzen, welche keinen Griffelkanal besitzen, durch »Verschleimung« der äußeren Zellwandschichten des die Stelle des Griffels einnehmenden Gewebes, welches sich so zum Leitgewebe ausbildet, bei denjenigen Pflanzen, die einen Griffelkanal haben, zeigen die den Kanal auskleidenden Zellen eine ähnliche Sekretion wie die Narbenpapillen. Nur in wenigen Fällen, wie z. B. bei der oben geschilderten aufrechten, atropen Samenknospe von Polygonum, liegt die Mikropyle fast direkt dem untern Ende des Griffels gegenüber, so dass der herabwachsende Pollenschlauch auf dieselbe treffen muss. Bei den Compositen (Fig. 310), wo ebenfalls nur eine einzige aber anatrope Samenknospe vorhanden ist, ist die Mikropyle dem Grunde des Fruchtknotens zugekehrt. Hier finden sich (z. B. bei Senecio Doria) im Fruchtknoten rechts und links von der Mediane der Samenknospe zwei Streifen von Leitgewebe, die in das Leitgewebe des Griffels übergehen, bis in den Grund des Fruchtknotens hinabsteigen und sich dort vereinigen unterhalb der Mikropyle, welche durch den Funiculus begrenzt ist. Auch die an die Mikropyle angrenzenden Funiculuszellen nehmen die Beschaffenheit eines Leitgewebes an, so dass sich auch vom Boden des Fruchtknotens bis zur Mikropyle herauf ein Schleimstrang zieht und der Pollenschlauch von der Narbe bis zur Mikropyle seinen Weg vorgezeichnet hat durch das Leitgewebe, dessen Zellwände »verschleimt« sind. In andern Fällen sind es die Zellen der Placenta (oder des äußern Integuments), welche eine schleimige Flüssigkeit, in der der Pollenschlauch weiter wächst, ausscheiden. — Die Narbe steht also mit der Fruchtknotenhöhle resp. mit den Samenknospen immer in Verbindung, entweder durch ein lockeres Gewebe oder durch einen Kanal, dessen Wände das erwähnte Sekret (oder Umwandlungsprodukt ihrer Membran) ausscheiden. Dass bei mehrfächerigen Fruchtknoten jedes einzelne Fach mit dem Griffel in Verbindung steht, ist ohnehin selbstverständlich. Das Vorhandensein eines Zellgewebes erklärt also die Thatsache, dass bestäubte Blüthen in der weitaus überwiegenden Mehrzahl der Fälle auch befruchtet werden. —

2. Was die Einrichtungen der Blüthen in Bezug auf die Bestäubung betrifft, so wurde oben schon hervorgehoben, dass in Zwitterblüthen gewöhnlich die Narben nicht durch den Pollen derselben, sondern den einer andern Blüthe bestäubt werden. Eine Bestäubung mit dem Pollen der eignen Blüthe kommt aber regelmäßig vor bei den kleistogamen Blüthen: kleinen, geschlossenbleibenden Blüthen, wie sie neben andern, größeren und sich öffnenden bei einer ganzen Anzahl von Pflanzen (Viola, Lamium amplexicaule u. a.) bekannt sind. Hier ist die Übertragung des Pollens von einer Blüthe auf die Narbe einer andern natürlich ausgeschlossen. Die Einrichtungen, bei welchen dies Resultat bei den gewöhnlichen, sich öffnenden Blüthen erreicht wird, sind sehr mannigfaltig. Hier mögen nur einige derselben kurz genannt sein. Bei vielen Blüthen machen es schon die Stellungsverhältnisse von Antheren und Narben unmöglich, dass Pollen von

---

1) Vgl. Conrad Sprengel, Das neuentdeckte Geheimniss der Natur im Bau und in der Befruchtung der Blumen, Berlin 1793. — Darwin, Über die Einrichtung zur Befruchtung brit. u. ausländ. Orchideen und die günstigen Erfolge der Wechselbefruchtung. Stuttgart 1862. II. Aufl. 1877. — Darwin, Die Wirkungen der Kreuz- und Selbstbefruchtung im Pflanzenreich, Stuttgart 1877. — Hildebrand, Geschlechtervertheilung bei den Pflanzen, Leipzig 1867. — H. Müller, Die Befruchtung der Blumen durch Insekten, Leipzig 1873 und »Die Alpenblumen, ihre Befruchtung durch Insekten und ihre Anpassungen an dieselben«, Leipzig 1880.

den ersteren auf die letzteren gelangt. Andere Blüthen sind »selbststeril«, d. h. wenn auch der Pollen von Staubgefäßen derselben Blüthe auf eine Narbe derselben gelangt, so treibt derselbe entweder gar keinen Pollenschlauch, oder wenn auch ein solcher auftritt, so bewirkt er doch keine Befruchtung, die normal eintritt durch Pollen, der aus einer andern Blüthe derselben Species stammt. Eine solche »selbststerile« Pflanze ist z. B. Corydalis cava (nach HILDEBRAND), wo der Pollen, wenn er auf die Narbe derselben Blüthe fällt, ohne Wirkung ist, und nur dann vollkommen befruchtend wirkt, wenn er auf die Blüthe einer andern Pflanze derselben Art übertragen wird. Ähnlich verhält sich Oncidium aricrochilum; nach FRITZ MÜLLER (bot. Zeitg. 1868, pag. 114) wirken Pollenmassen und Narben desselben Stockes bei verschiedenen Oncidium-Arten geradezu giftig tödtend auf einander.

Eines der gewöhnlichsten und einfachsten Mittel, um Fremdbestäubung zu sichern, ist die Dichogamie, d. h. die ungleichzeitige Entwicklung der beiden Geschlechtsorgane innerhalb einer Zwitterblüthe. Entweder entlassen die Antheren ihren Pollen, ehe die Narbe ausgebildet und im Stande ist, bestäubt zu werden, dann ist die Blüthe protandrisch oder umgekehrt, es entwickelt sich zuerst der Griffel, und die Narbe wird bestäubt, ehe die Pollen derselben Blüthe reif sind und entlassen werden, dann ist die Blüthe protogynisch. Die Narben protogynischer Blüthen können also nur vom Pollen älterer, die protandrischer nur vom Pollen jüngerer Blüthen bestäubt werden. Protandrisch sind z. B. Campanulaceen, Compositen, Umbelliferen, protogynisch Plantago, Aristolochia etc.

Ein weiteres gegenseitige Befruchtung verschiedener Pflanzen derselben Art sicherndes Mittel ist die Heterostylie. Die Exemplare derselben Pflanzenart sind in diesem Falle bezüglich ihrer Geschlechtsorgane verschieden: das eine Exemplar bildet ausschließlich Blüthen mit langem Griffel (hochstehender Narbe) und kurzen Filamenten (tiefstehenden Antheren), das andere Exemplar dagegen Blüthen mit tiefstehender Narbe und hochstehenden Antheren. — Man hat also in diesem Falle innerhalb derselben Pflanzenart Exemplare mit makrostylen und solche mit mikrostylen Blüthen, so z. B. bei Linum perenne, Primula sinensis u. a. Primulaceen. Es kommt aber auch wie bei vielen Oxalisarten[1]) und Lythrum Salicaria vor, dass dreierlei Längenverhältnisse der Geschlechtsorgane in den Blüthen dreier Exemplare auftreten. Außer der Blüthenform mit makrostylen und der mit mikrostylen Blüthen findet sich noch eine mit mesostylen Blüthen. Für diese Fälle der Heterostylie haben nun DARWIN und HILDEBRAND nachgewiesen, dass die Befruchtung nur dann möglich ist (Linum perenne) oder doch nur dann den besten Erfolg hat, wenn der Pollen der makrostylen Blüthe auf die mikrostyle Narbe einer andern Pflanze und der Pollen der mikrostylen Blüthe auf die makrostyle Narbe einer andern Pflanze übertragen wird. Wo dreierlei Griffellängen vorhanden sind, da schlägt die Befruchtung nach derselben erweiterten Regel am besten an, wenn der Pollen auf diejenige Narbe übertragen wird, die in einer andern Blüthe auf derselben Höhe steht, wie die Anthere, aus welcher der Pollen stammt. — Die Übertragung des Pollens von einer Blüthe zur andern erfolgt entweder durch den Wind (Cupuliferen, Urticaceen, Potamogeton u. a.) oder durch Insekten, seltener durch Vögel (Colibris bei Marcgraviaceen) oder Schnecken (einige Aroïdeen). — Sehr mannigfaltig sind die Mittel, durch welche die Insekten zum Besuche der Blüthen veranlasst werden: auffällige Färbung des Perigons, Geruch, Nektarabsonderung etc., wie dies z. B. in H. MÜLLER's angeführten Schriften ausführlich geschildert ist.

3. Blüthenstände (Inflorescenzen). Bei den Angiospermen ist es ziemlich selten, dass die Blüthen vereinzelt am Gipfel der Hauptsprosse oder in den Axeln der Laubblätter auftreten; viel häufiger entstehen am Ende der Hauptsprosse oder aus den

1) HILDEBRAND, Bot. Zeitg. 1871. Nr. 25, 26.

Axeln ihrer Laubblätter eigenthümlich ausgebildete Verzweigungssysteme, welche die Blüthen meist in größerer Anzahl tragen und vermögen ihrer Gesammtform von dem übrigen »vegetativen Stock« sich unterscheiden, bei polykarpischen Pflanzen nach der Fruchtreife sogar abgeworfen werden: die Blüthenstände oder Inflorescenzen. Der Habitus dieser Verzweigungssysteme hängt nicht bloß von der Zahl, Form und Größe der von ihnen getragenen Blüthen ab, sondern auch von der Länge und Dicke der Sprossglieder, ferner von der Ausbildung der Stützblätter, aus deren Axeln die Zweige entspringen; diese sind gewöhnlich viel einfacher gestaltet und kleiner als die Laubblätter, nicht selten bunt (d. h. nicht grün) oder gar nicht gefärbt: sie werden als Hochblattformation unterschieden, der man auch die an den Blüthenstielen entspringenden, oft keine Axelsprosse tragenden Vorblätter zuzählt; zuweilen fehlen derartige Blätter innerhalb der Inflorescenz ganz oder an gewissen Stellen, die Blüthenaxen oder deren Mutteraxen sind dann nicht axillär (Aroideen, Cruciferen u. m. a.).

Indem die angedeuteten und andere Eigenthümlickeiten in verschiedener Weise sich vereinigen, entstehen sehr mannigfaltige Formen von Blüthenständen, deren jede bei einer bestimmten Pflanzenspecies constant ist, oft eine ganze Gattung oder Familie charakterisirt; die Form der Inflorescenz ist oft nicht nur für den Habitus der Pflanze entscheidend, sondern auch als systematisches Argument verwerthbar.

Die Eintheilung der Blüthenstände wird zweckmäßiger Weise vor Allem von den Verzweigungsverhältnissen auszugehen haben; indem diese, weniger variabel als die übrigen Eigenschaften, sich auf wenige Typen zurückführen lassen, liefern sie die unterscheidenden Merkmale der Hauptgruppen, die dann nach der Länge und Dicke der einzelnen Axen und nach anderen Merkmalen in Unterabtheilungen zerfallen.

Die Verzweigung der Blüthenstände ist nun hier wie überall entweder eine radiäre oder dorsiventrale[1]). Dorsiventrale Inflorescenzen sind solche, bei welchen die Inflorescenzaxe nicht allseitig gleich ausgebildet ist (wie bei den radiären Inflorescenzen), sondern einen Unterschied zweier Seiten erkennen lässt, von denen die eine (bei Seitensprossen die der Hauptaxe zugekehrte) als Rückenseite, die ihr gegenüberliegende als Bauchseite bezeichnet wird. Die beiden Seiten dieser Inflorescenzaxen, welche Rücken- und Bauchseite trennen, werden Flanken genannt. Die Verschiedenheit von Rücken- und Bauchseite macht sich nun vor Allem dadurch geltend, dass nur die eine Seite Blüthen trägt, die andere blüthenleer ist. So in sehr auffallendem Grade bei vielen Papilionaceeninflorescenzen, z. B. Vicia Cracca, ferner Urtica dioica, den Boragineen u. a. Man hat diese Eigenthümlichkeit früher entweder allgemein verkannt oder sie auf Verwachsungen und Verschiebungen zurückzuführen versucht, Annahmen die wie die Entwicklungsgeschichte und der Vergleich mit andern dorsiventralverzweigten Pflanzenformen zeigen, unzulässig sind. Wie bei allen Gestaltungsverhältnissen im Pflanzenreich fehlt es auch hier nicht an Übergängen zu der andern Verzweigungsweise. Solche kommen z. B. in der Inflorescenz der Gräser vor. Wir betrachten im Folgenden zunächst die radiären Inflorescenzen, um dann auf die dorsiventralen weiter unten einzugehen und bemerken nur noch, dass bei den dorsiventralen Inflorescenzen, wie unten näher erläutert werden soll, die Verzweigung vielfach eine extraaxilläre ist.

Bezüglich der Verzweigung ist nun zunächst zu beachten, dass jeder Blüthenstand seine Entstehung der normalen Endverzweigung fortwachsender Axen verdankt; diese ist aber bei den Angiospermen mit Ausnahme der unten sub 14) genannten Fälle monopodial, d. h. die Zweige treten seitlich unter dem Scheitel des fortwachsenden Muttersprosses hervor; sind an diesem die Blätter (hier Stützblätter, Deckblätter, Brakteen) deutlich entwickelt, so entspringen die Seitenzweige aus ihren Axeln, sind sie undeutlich

---

1) Goebel, Über die Verzweigung dorsiventraler Sprosse, Arbeiten a. d. bot. Inst. in Würzburg, II. Bd. 3. Heft.

oder abortirt, so sind die Axen des Blüthenstandes zwar nicht axillär, ihre Verzweigungs- und sonstigen Wachsthumsverhältnisse bleiben aber dieselben, wie wenn jene vorhanden wären, und braucht man bei Aufstellung der Abtheilungen auf diesen Umstand kein besonderes Gewicht zu legen; praktisch genommen ist aber die Gegenwart der Stützblätter allerdings von Werth, sie erleichtert die Erkennung des wahren Verzweigungsverhältnisses auch an fertig entwickelten Inflorescenzen, insofern der axilläre Spross immer ein Seitenspross ist; ohne dieses Merkmal ist es, wenn man nur den fertigen Zustand berücksichtigt, aber nicht selten schwierig, zu sagen, was Mutteraxe und Seitenaxe sei, da die letztere nicht selten ebenso stark oder viel stärker fortwächst als jene. Von den zahlreichen einzelnen Formen der Blüthenstände sollen im Folgenden nur die gewöhnlicheren und zwar zunächst ohne Rücksicht auf ihre Symmetrieverhältnisse aufgeführt werden[1]).

A) Racemöse (monopodiale) Inflorescenzen im weitesten Sinne der Worts kommen dadurch zu Stande, dass eine und dieselbe Axe als Hauptaxe oder Spindel des Verzweigungssystems nach einander mehr oder minder zahlreiche Seitensprosse in akropetaler Ordnung erzeugt, deren Entwicklungsfähigkeit geringer oder doch nicht größer ist als diejenige des über ihrer Insertion liegenden Theils der Hauptaxe.

a) Ährige Blüthenstände entstehen dann, wenn die Seitenaxen erster Ordnung sich nicht weiter verzweigen und sämmtlich Blüthenaxen sind; die Spindel endigt mit oder ohne Blüthe;

α) ährige Blüthenstände mit verlängerter Spindel:

1) Die Ähre (Spica): Blüthen sitzend, Spindel dünn (z. B. das sogen. Ährchen der Gräser);

2) Der Blüthenkolben (Spadix): Blüthen sitzend, an einer dicken fleischigen langen Spindel; meist von einem langen Scheidenblatt (Spatha) umhüllt; die Deckblätter gewöhnlich nicht entwickelt (Aroideen).

3) Die Traube (Racemus) mit langgestielten Blüthen (z. B. Cruciferen, hier ohne Deckblätter; Berberis, Menyanthes, Campanula mit Terminalblüthe an der Spindel).

β) ährige Blüthenstände mit verkürzter Spindel:

4) Das Blüthenköpfchen (Capitulum): die verkürzte Spindel ist conisch, oder kuchenförmig, oder selbst napfartig ausgehöhlt und mit sitzenden Blüthen dicht besetzt, die Deckblätter fehlen nicht selten (Compositen, Dipsaceen u. a.).

5) Die einfache Dolde (Umbellula): eine Rosette langgestielter Blüthen entspringt aus einer sehr verkürzten Spindel (z. B. Hedera Helix u. a.).

b) Rispige Blüthenstände entstehen dann, wenn die Seitenzweige erster Ordnung sich wieder verzweigen und Spindeln zweiter und höherer Ordnung entstehen; jede Axe kann mit einer Blüthe schließen, oder nur die der letzten Ordnung thun es; gewöhnlich nimmt die Entwicklungsfähigkeit von unten nach oben an der Hauptspindel wie an den Seitenspindeln ab.

α) Rispige Blüthenstände mit verlängerten Spindeln:

6) die ächte Rispe (Panicula): Spindeln und Blüthenstiele verlängert (Crambe, Weintraube).

7) aus Ähren zusammengesetzte Rispe: die verlängerten Seitenspindeln tragen sitzende Blüthen (Veratrum, Spiraea Aruncus u. a., die sogen. Ähre von Triticum, Secale).

---

1) Vgl. die abweichenden Darstellungen in Ascherson's Flora der Provinz Brandenburg (Berlin 1864) und Hofmeister's allgemeiner Morphologie § 7.

β) Rispige Blüthenstände mit verkürzten Spindeln:

8) Zusammengezogene ährenförmige Rispe: an einer verlängerten Hauptspindel sitzen sehr kurze Seitenspindeln mit ihren Blüthen (hierher gehört die sogen. Ähre von Hordeum, Alopecurus u. s. w.).

9) Die zusammengesetzte Dolde (umbella) besteht aus einer sehr verkürzten Spindel, aus welcher eine dichtgedrängte Rosette meist lang gestielter Döldchen (vgl. 5) entspringt; ist die Dolde von einer Blattrosette umgeben, so wird diese als Involucrum, ist das Döldchen von einer solchen umgeben, so wird sie als Involucellum bezeichnet; beide können fehlen.

B) Cymöse Inflorescenzen[1]) entstehen durch Auszweigung unmittelbar unter der ersten Blüthe derart, dass jeder subflorale Spross selbst mit einer Blüthe abschließt, nachdem er einen oder mehr subflorale Sprosse erzeugt hat, die auch wieder mit Blüthe abschließen und das System in ähnlicher Art fortsetzen; die Entwicklung jedes Seitensprosses ist also kräftiger als die seiner Mutteraxe oberhalb seiner Insertion (Fig. 336 und 337).

a) Cymöse Blüthenstände ohne eine Scheinaxe: unter jeder Blüthe der Inflorescenz entwickeln sich zwei oder mehr subflorale Sprosse mit Endblüthe, aus deren subfloralen Sprossen weiterer Ordnung sich das System fortbaut.

10) Die Spirre (anthela): an jeder mit einer Blüthe endigenden Axe bilden sich subflorale Sprosse in unbestimmter Zahl; die geförderten überragenden Seitensprosse entwickeln sich so, dass kein bestimmter Gesammtumriss der ganzen Inflorescenz zu Stande kommt; so z. B. bei Juncus lamprocarpus, tenuis, alpinus, Gerardi, Luzula nemorosa u. a.[2]). Die Anthela dieser Gattungen, sowie von Scirpus und Cyperus, zeigt zahlreiche verschiedene Übergangsformen zur Rispe und selbst zur Ähre, andrerseits aber auch zur Bildung cymöser Inflorescenzen mit Scheinaxe (z. B. Juncus bufonius); hierher rechne ich u. a. auch die Inflorescenz von Spiraea ulmaria.

11) Die cymöse Dolde (Doldencyma): unterhalb der ersten Blüthe entspringt ein Quirl dreier oder mehr gleich starker Sprosse, die ihrerseits wieder unterhalb ihrer Endblüthe einen Quirl von Seitensprossen erzeugen, der sich ähnlich fortsetzt; das ganze System ist einer ächten Dolde im Habitus ähnlich; sehr klare Beispiele bieten die Euphorbien, zumal E. helioscopia, E. Lathyris; diese Form der Cyma ist von der folgenden, dem Dichasium, nicht wesentlich verschieden, und häufig geht die cymöse Dolde in den höheren Sprossgenerationen zur dichasialen Verzweigung über, bei Periploca graeca z. B. sogar schon in den ersten Auszweigungen.

12) Das Dichasium: jeder mit einer Blüthe endigende Spross der Inflorescenz erzeugt ein Paar opponirter oder doch fast opponirter Seitensprosse, die mit Blüthe schließen, nachdem sie wieder ein Paar subfloraler Sprosse erzeugt haben u. s. w.; das ganze System scheint wie aus Gabelungen zusammengesetzt, zumal dann, wenn die älteren Blüthen bereits abgefallen sind, viele Sileneen, manche Euphorbien, Labiaten u. s. w.; das Dichasium geht gern in der ersten oder folgenden Generation von Seitensprossen zur sympodialen Ausbildung über (Fig. 336).

---

1) Sie werden auch als centrifugale, die racemösen als centripetale Inflorescenzen bezeichnet.

2) Vgl. BUCHENAU in Jahrb. f. wiss. Bot. IV, pag. 393 ff. und die Taf. 28—30.

b) Cymöse Blüthenstände mit einer Scheinaxe (sympodiale Inflorescenzen); es wird an jedem mit einer Blüthe schließenden Spross immer nur ein subfloraler Seitenspross entwickelt, ein Verhalten, welches sich durch mehrere Sprossgenerationen wiederholt. Die unter den consecutiven Auszweigungen gelegenen Fußstücke der aus einander hervorgehenden Axengenerationen können sich mehr oder minder in eine Flucht legen und stärker verdicken als die Blüthenstiele (oberhalb der Verzweigung); auf diese Art kommt eine hin und her gebogene oder gerade Scheinaxe (Sympodium) zu Stande, an welcher die Blüthen scheinbar als seitliche Sprossungen hervortreten, ist das Sympodium deutlich ausgebildet, so ähnelt es einer Ähre oder Traube, von der es aber leicht zu unterscheiden ist, wenn Deckblätter vorhanden sind, denn diese sind dann den Blüthen scheinbar opponirt; nicht selten aber auch durch Verschiebung anders gestellt (Sedum).

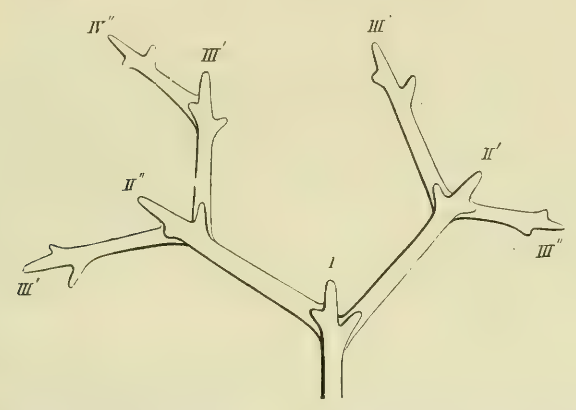


Fig. 336. Schema eines Dichasiums (Dichotomie). Die römischen Zahlen bezeichnen die Ordnungen der Sprosse des Systems. Der Spross *I* schließt mit einer Blüthe ab und erzeugt die Sprosse *II'* u. *II''* etc.

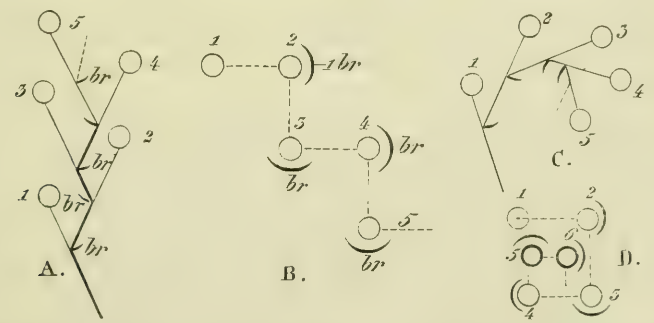


Fig. 337. Wickel und Schraubel in Grund- und Aufriss. *A* Grundriss des Wickels, jeder Spross endigt mit einer Blüthe und bringt abwechselnd nach rechts (wie 1) und nach links (2) einen Axillarspross hervor. *B* Grundriss des Wickels, *C* Grundriss, *D* Anfriss der Schraubel,

13) Die Schraubel (Bostryx oder helicoide unipare Cyma) ist eine sympodiale Cyma, bei welcher die Mediane jedes folgenden das System fortbauenden Sprosses nach derselben Seite hin von der des vorigen abweicht, d. h. jeder neue Blüthenspross steht immer rechts oder immer links von der Mediane des vorigen (vergl. Fig. 337 *C*, *D*); so z. B. in den Hauptstrahlen der Inflorescenz von Hemerocallis fulva,

flava, in den einzelnen selbst rispig angeordneten Inflorescenzen von Hypericum perforatum (HOFMEISTER).

14) Der oder die Wickel (Cicinnus, scorpioide unipare Cyma) entsteht, wenn die consecutiven Auszweigungen des Systems so erfolgen, dass abwechselnd je ein Spross rechts, je einer links von der Mediane seines Muttersprosses auftritt (Fig. 337 *A*): so z. B. bei Drosera, Scilla bifolia, Tradescantia (HOFMEISTER). Zu dieser Art gehört auch die Inflorescenz der Echeverien; die erwachsene Wickel zeigt hier eine Scheinaxe, an der die Blüthen den Blättern gegenüber stehen; während der Gipfel der relativen Hauptaxe sich in eine Blüthe verwandelt, entsteht in der Axel des subfloralen Blattes eine Seitenaxe; diese, sich weiter entwickelnd, bildet um 90° seitwärts ein neues Blatt und wandelt sich in eine Blüthe um, während in der Blattaxel eine die Entwicklung fortsetzende Seitenaxe hervorbricht; das an dieser entstehende Blatt steht wie das erste (KRAUS).

Wie schon aus dem Gesagten folgt, können innerhalb einer aus mehreren Sprossgenerationen aufgebauten Inflorescenz nicht nur verschiedene Formen einer Abtheilung, sondern auch Formen aus beiden Abtheilungen (*A* und *B*) auftreten und gemischte Inflorescenzen erzeugen; so kann z. B. eine Rispe in ihren letzten Auszweigungen Dichasien bilden (manche Silenen), ein dichasialer Blüthenstand kann Köpfchen tragen (Silphium), das Dichasium kann schon in seinen ersten oder in Seitenstrahlen höherer Ordnung in Schraubel oder Wickel übergehen (Caryophylleen, Malvaceen, Solaneen, Lineen, Cynanchum, Gagea, Hemerocollis u. s. w.). Im Allgemeinen ist die Form der Verzweigung im Blüthenstand von der des vegetativen Stockes verschieden, nicht selten sprungweise von dieser in jene übergehend, häufig aber auch durch Übergangsformen der Zweigbildung vermittelt.

Die ältere Nomenclatur führt noch manche andere Blüthenstandnamen auf, wie Knäuel, Blüthenschwanz, Ebenstrauß u. a., die aber sämmtlich nur den Habitus oder äußeren Umriss des Systems bezeichnen und bei wissenschaftlicher Beschreibung auf eine der obigen Formen oder auf Combinationen derselben zurückzuführen sind.

Auch die Blüthenstände der Boragineen sind früher als Wickel bezeichnet worden, sie sind aber (wenigstens bei den entwicklungsgeschichtlich untersuchten Formen) dorsiventrale Trauben. Auf der Rückenfläche der an ihrem Ende schneckenförmig eingerollten Blüthenstandaxe sprossen zwei Reihen von Blüthen hervor, auf den Flanken je eine Reihe Blätter, die so gestellt sind, dass sich unterhalb jeder Blüthe ein Blatt befindet, ein Stellungsverhältniss, das sich auch bei andern dorsiventralen Inflorescenzen z. B. Klugia notoniana, Aponogeton distachyon, Urtica canadensis findet. Die Urticaceen zeigen neben cymösen Inflorescenzen, wie sie z. B. bei Urtica urens und Urtica pilulifuca vorkommen, dorsiventrale Inflorescenzen von sehr merkwürdiger Form. Bei Urtica dioïca entspringen auf der Rückenseite der Inflorescenzaxe zwei Reihen von Inflorescenzzweigen, die nun ausschließlich auf ihrer Rückenseite cymöse Blüthenknäuel tragen. Dorstenia bildet sogenannte Blüthenkuchen, die ihre Entstehung eigenartigen Wachsthumsverhältnissen der Bauchseite der Inflorescenzaxe verdanken, welche sich flächenartig verbreitert und dichotom verzweigt. Auch hier sprossen die Blüthen nur auf einer Seite des »Blüthenkuchens« hervor. — Auch die Papilionaceen besitzen sehr vielfach dorsiventrale Inflorescenzen, die Blüthen stehen hier immer auf der der Hauptaxe abgewendeten Seite der Inflorescenzaxe, also der Bauchseite, die schon vor dem Auftreten der Blüthen sich von der Rückenseite verschieden zeigt, z. B. Vicia, Orobus, Ononis etc. Bei reichblüthigen Inflorescenzen dieser Art (z. B. Vicia Cracca) zeigen sich dann die Blüthen in Schrägzeilen angeordnet. — Bezüglich der andern hierhergehörigen Inflorescenzformen muss auf die genannte Abhandlung verwiesen werden.

4) Über die Veränderung der Verzweigung bei dem Übergang aus der vegetativen in die florale Region der Sprosse hat Warming in seinen Recherches sur la ramification des Phanerogamens (Kopenhagen 1872) werthvolle Angaben gemacht, aus denen hervorgeht, dass manche Fälle anscheinend nicht axillärer Verzweigung innerhalb der Inflorescenzen doch aus der axillären Verzweigung als der typischen abzuleiten sind. Er stellt den Satz auf, dass der Axillarspross und sein Stützblatt zusammen als ein Ganzes zu betrachten sind, an welchem bald der eine Theil, das Blatt, bald der andere Theil, der Axelspross, sich früher oder gleichzeitig, kräftiger oder schwächer entwickeln kann. Es zeigt sich nun, dass in der vegetativen Region das Stützblatt immer zuerst entsteht und sich wenigstens anfangs viel kräftiger und rascher entwickelt als der zugehörige Spross, der erst dann bemerklich wird, wenn über dem



Fig. 338. Junge Inflorescenz von Isatis taurica von oben gesehen, s der Scheitel der Inflorescenzaxe, unterhalb desselben sprossen in viergliedrigen Quirlen die Blüthenknospen hervor; die Bildung eines Stützblattes unterbleibt ganz. Die jüngsten Blüthenknospen sind noch ganz blattlos, die ältesten haben die vier Kelchblätter angelegt.

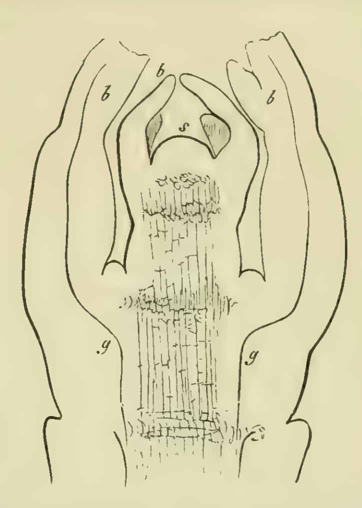


Fig. 339. Längsschnitt der Scheitelregion eines Sprosses von Clematis apiifolia. s Stammscheitel, bb Blätter. In der Axel der jüngsten Blätter befinden sich noch kleine Axillarsprosse, bei dem unteren Blattpaar sind sie als halbkugelige Protuberanzen in der Blattaxel sichtbar.

fraglichen Blatt bereits einige oder mehrere jüngere Blätter entstanden sind (Fig. 339). In schon viel geringerem Grade eilt die Blattbildung der der Axelsprosse voraus bei manchen Inflorescenzen, wie in den Ähren und Trauben von Amorpha, Salix, Rudbeckia, Lupinus, Veronica, Digitalis, Orchis, Delphinium. Bei der Bildung anderer Inflorescenzen aber werden die Axillarsprosse unmittelbar nach ihren Stützblättern ausgebildet, so dass über dem jüngsten Spross keine Blattanlage unter dem Scheitel des Muttersprosses steht (Plantago, Orchis, Epipactis); zuweilen entsteht Spross und Blatt gleichzeitig, wie bei den Gramineen, Cytisus, Trifolium, Orchis, Plantago, Ribes; oder endlich der Axillarspross entsteht zuerst, früher als sein Stützblatt; in diesem Fall erreicht das Stützblatt nur schwache Entwicklung, es erscheint nur andeutungsweise, wie bei Sisymbrium, Brassica und anderen Cruciferen, Umbelliferen, Anthemis, Valeriana, Asclepiadeen, Bryonia, Cucumis; oder das Stützblatt kommt gar nicht zum Vorschein, die Blätter entbehren auch der Anlage nach die Deckblätter, wie bei vielen Cruciferen (Fig. 338), Compositen, Gramineen, Umbelliferen, Papilionaceen, Cucurbitaceen, Asperifolien, Solaneen, Hydrophylleen, Saxifrageen, Potamagetoneen. In allen diesen Inflorescenzen findet man also die jüngsten Blüthenknospen näher am Scheitel des Muttersprosses als irgend welche Blattgebilde, wofern diese überhaupt noch angelegt werden; die Ver-

zweigung ist aber deshalb noch nicht als Dichotomie des Muttersprosses zu deuten, die erst dann eintritt, wenn die Sprossbildung so nahe am Scheitel und so kräftig erfolgt, dass eine Fortsetzung der bisherigen Wachsthumsrichtung des Muttersprosses unmöglich wird, indem der Scheitel sich gewissermaßen in zwei (oder mehr) Scheitel auflöst, wie es nach WARMING bei Hydrocharis, Vallisneria, Asclepiadeen und bei manchen Cucurbitaceen [1]) geschieht. Dass diese Hinneigung zur Dichotomie bei Pflanzen, deren vegetative Region sich seitlich axillär verzweigt, mit der Unterdrückung der Blattbildung in den Inflorescenzen zusammenhängt, geht auch daraus hervor, dass bei den Ranken von Vitis und Cucurbita, deren Blattbildung ebenfalls rudimentär ist, die gleiche Neigung zur Dichotomie beobachtet wird.

Die Axelsprosse der vegetativen Region sind gewöhnlich so gestellt, dass sie gleichzeitig der Blattbasis und dem Stammgewebe entspringen; doch kommt es hier zuweilen vor, dass der Spross ganz auf den Stamm hinüberrückt, sich also von dem Blatte ablöst; in der Blüthenregion dagegen geschieht es nicht selten, dass der Axelspross (die Blüthe) ganz aus dem Blatt entspringt, wie bei Hippuris, Amorpha, Salix nigricans; wenn dagegen das Stützblatt (Deckblatt) später als der Axelspross (die Blüthe) angelegt wird, so kann es aus diesem selbst entspringen, das Stützblatt ist dann mit dem Muttersspross gar nicht mehr in unmittelbarer Verbindung, es erscheint als das erste (unterste) Blatt des Seitensprosses; so z. B. nach WARMING bei Anthemis, Sisymbrium, Umbelliferen, in geringerem Grade bei Papilionaceen, Orchideen, Valerianeen u. a. Diese Vorgänge machen sich gewöhnlich bei der frühesten Entwicklung geltend, häufig aber findet man auch im ausgebildeten Zustand das Stützblatt mehr oder minder hoch am Axelspross hinaufgerückt, so bei Thesium ebracteatum, Samolus Valerandi, Borragineen, Solaneen, Crassulaceen, Spiraea, Loranthaceen, Ipomaea bona nox, Agave americana, Ruta, Paliurus, Tilia (hier gilt dies für die große Braktee der Inflorescenz) u. a.

5) Vorblätter. Der Blüthe gehen an der Blüthenaxe gewöhnlich noch Blattgebilde voraus; die nicht zur Blüthe gerechnet werden können. Diese Blätter werden als Vorblätter bezeichnet. Sie finden sich in ähnlicher Weise auch als erste »niederblattartig« ausgebildete Blätter an vegetativen Zweiganfängen. Bei den Monocotylen steht das Vorblatt auf der der Abstammungsaxe zugekehrten (der Rücken-) Seite der Sprosse, es wird deshalb als adossirt bezeichnet, die Dicotylen besitzen gewöhnlich zwei Vorblätter, auf den Flanken des Zweiges, das eine rechts, das andere links gestellt; ausnahmsweise können auch Monocotylen zwei, Dicotylen ein Vorblatt besitzen. In den Diagrammen dieses Buches sind die Vorblätter stets weggelassen, da in denselben nur die gegenseitige Stellung der einzelnen Blüthentheile zum Ausdruck gebracht werden sollte.

6) Stellungsverhältnisse und Zahl der Blüthentheile. Wie die Verzweigungsformen innerhalb der Inflorescenzen meist von denen am vegetativen Stock abweichen, so treten auch an dem die Blüthe darstellenden Spross bei den Angiospermen gewöhnlich andere Blattstellungen auf als außerhalb der Blüthe derselben Pflanze. Durch das Aufhören des Scheitelwachsthums des Blüthenbodens, seine starke Verbreiterung oder selbst Aushöhlung vor und während der Anlage des Perianths und der Geschlechtsblätter wird die Entstehungsfolge und die Divergenz der letzteren beeinflusst. Da aber bei der außerordlichen Variation aller übrigen Formverhältnisse die wahre, oft schwer zu constatirende Stellung der Blattgebilde der Blüthe verhältnissmäßig nur wenig variirt, so ist ihre Kenntniss für die Feststellung der Verwandtschaften, also für die Systematik, oft von großem Werth, zumal dann, wenn man gleichzeitig dem hier so häufig eintretenden Abortus einzelner Glieder, der Vermehrung derselben unter bestimmten Umständen, der Verzweigung und Verwachsung Rechnung trägt.

1) Die Angaben WARMING's über Diochotomie bei Boragineeninflorescenzen u. s. w. dagegen treffen, wenigstens für die Mehrzahl der Fälle, nicht zu.

Um die Darstellung derartiger Verhältnisse zu erleichtern, ist es nöthig, gewisse Construktionen und Bezeichnungen einzuführen.

Zunächst ist es wichtig, die Stellung sämmtlicher Blüthentheile zur Mutteraxe des Blüthensprosses zu bezeichnen; zu diesem Zweck nennt man die der Mutteraxe zugekehrte Seite der Blüthe die hintere, die von jener abgewendete die vordere; denkt man sich nun eine von vorn nach hinten gerichtete Ebene (Längsschnitt) so gelegt, dass sie die Blüthenaxe und die Axe des Muttersprosses derselben in sich aufnimmt, so ist dies die Mediane (Medianebene, Medianschnitt) der Blüthe; durch sie wird die letztere in eine rechte und eine linke Hälfte getheilt. Blattgebilde der Blüthe, sowie Samenknospen und Placenten, welche durch die Mediane der Länge nach halbirt werden, sind median gestellt; median hinten oder median vorn. — Denkt man ferner eine Ebene rechtwinklig zur vorigen so gelegt, dass sie ebenfalls die Axenlinie der Blüthe in sich aufnimmt, so kann sie als Seitenschnitt (Transversalebene) bezeichnet werden; sie theilt die Blüthe in eine vordere und eine hintere Hälfte, und Blüthentheile, welche durch sie longitudinal halbirt werden, sind genau links oder rechts gestellt. — Zwei Ebenen, welche die rechten Winkel zwischen der Median- und Tranversalebene halbiren, mögen Diagonalebenen und die von ihnen halbirten Blüthentheile diagonalgestellte heißen. — Gewöhnlich finden sich Blattgebilde in den Blüthen, welche genau hinten oder vorne stehen, seltener sind schon genau rechts und links, oder genau diagonal stehende; gewöhnlich muss man noch andere Ausdrücke, wie schief hinten, schief vorn, zu Hilfe nehmen.

Beachtet man ferner die Stellung der Blüthentheile unter sich, so sind dieselben, wie schon oben hervorgehoben wurde, entweder spiralig oder in Kreisen (cyklisch) angeordnet.

Die spiraligen Blüthen sind verhältnissmäßig selten und, wie es scheint, auf gewisse Abtheilungen der Dicotylen (Ranunculaceen, Nymphaeaceen, Magnoliaceen, Calycantheen) beschränkt; sie können nach Braun als acyklische bezeichnet werden, wenn der Übergang von einer Blattformation zur anderen (vom Kelch zur Corolle, von dieser zum Androeceum) nicht mit bestimmten Umläufen der Spirale zusammenfällt (Nymphaeaceen, Helleborus odorus); ist dies der Fall, so nennt sie Braun hemicyklische, ein Ausdruck, der auch beibehalten werden kann, wenn einzelne Blattformationen wirklich cyklisch, die anderen spiralig geordnet sind, wie z. B. bei Ranunculus, wo Kelch und Blumenkrone zwei alternirende Quirle darstellen, auf welche die spiralig geordneten Geschlechtsblätter folgen. Die spiralig geordneten Blüthentheile sind zuweilen in geringer bestimmter, häufiger in großer und bestimmter Anzahl vorhanden.

Sind sie dagegen in Quirle gestellt, so ist nicht nur die Zahl dieser, sondern auch die Zahl der Glieder in jedem Quirl eine für die betreffende Pflanzenart meist bestimmte und in mehr oder minder umfangreichen Verwandtschaftskreisen constant. — Sind die Quirle einer Blüthe gleichzählig und so über einander gestellt, dass die zu verschiedenen Quirlen gehörigen Glieder über einander, also in Orthostichen stehen, so nennt sie Sachs mit Payer superponirt (statt opponirt, wie es meist geschieht); sind Stamina dem Kelch oder der Corolle superponirt, so werden sie als episepale und resp. epipetale bezeichnet; fallen die Glieder eines Quirls zwischen die Medianen der Glieder eines nächst höheren oder nächst tieferen, so sind die Quirle alternirend, und Braun nennt Blüthen mit lauter gleichzähligen und alternirenden Quirlen eucyklische. Es kommt jedoch auch vor, dass zwischen den Gliedern eines bereits vorhandenen Quirls noch neue gleichartige Glieder nachträglich entstehen, wie z. B. fünf spätere Staubfäden zwischen den fünf früheren bei Dictamnus Fraxinella (Fig. 305 *C*) und wahrscheinlich bei vielen eucyklischen Blüthen mit 10 Staubfäden; solche in einen Quirl nachträglich eingeschobenen Glieder mögen interponirte heißen. (Weiteres darüber s. unten).

Von der Betrachtung der Stellungsverhältnisse ist die der Zahl der Blüthentheile

nicht zu trennen; bevor wir indessen auf diese näher eingehen, mag die Construktion des Diagramms der Blüthen noch besprochen werden.

Das Blüthendiagramm wird, je nach der Absicht, der es dienen soll, verschieden construirt. Manche behandeln es als eine freiere Zeichnung eines wirklichen Querschnitts und verzeichnen darin nicht bloß die Zahl und Stellung, sondern annähernd auch die Form, Verwachsung, Größe, Deckung u. s. w. der Blüthentheile; die so verfolgte Absicht wird aber am besten erreicht, wenn man von wirklich vorliegenden Querschnitten der Blüthenknospe möglichst genaue Abbildungen fertigt, die dann allerdings Vieles enthalten, was für gewisse Betrachtungen als überflüssig erscheint. Kommt es aber darauf an, ausschließlich die Zahl und Stellung der Blüthentheile so zu versinnlichen, dass die Vergleichung zahlreicher Blüthen in dieser Hinsicht möglichst erleichtert wird, so thut man am besten, alle anderen Verhältnisse zu ignoriren und sämmtliche Diagramme nach einem und demselben möglichst einfachen Schema so zu entwerfen, dass ausschließlich die Zahlen- und Stellungsverhältnisse in ihren Verschiedenheiten hervortreten. Diesen Zweck ausschließlich haben die im Folgenden mitgetheilten Diagramme, von denen die 340—342 einstweilen als Beispiele dienen mögen. Sie sind Horizontalprojektionen bei senkrecht gedachter Blüthenaxe. Die Querschnitte der Blüthen-



Fig. 340. Diagramm der Liliaceenblüthe.



Fig. 341. Diagramm der Blüthe von Celastrus (nach PAYER).



Fig. 342. Diagramm von Hypericum calycinum.

axe, welche Blattgebilde (Kelchblätter, Blumenblätter, Staubblätter, Fruchtblätter) tragen, sind als concentrische Kreise verzeichnet, auf diese Kreise sind die einzelnen Blattgebilde der Blüthe eingetragen. Bei akropetaler Entstehung ist der äußerste Kreis der älteste und häufig auch der am tiefsten stehende. Der Punkt oberhalb des Diagramms giebt immer die Lage der Mutteraxe der Blüthe an, der abwärts gekehrte Theil ist also der vordere. Obgleich bloße Punkte zur Bezeichnung der Zahl und Stellung der Blüthentheile vollkommen hinreichen, wurden dennoch, um dem Auge die rasche Orientirung zu erleichtern, für die verschiedenen Blattformationen verschiedene Zeichen gewählt; die Blätter der Hülle sind durch Kreisbogen dargestellt, an denen des äußeren Kreises oder des Kelches eine Art Mittelrippe angedeutet, dies bloß zu dem Zweck, um sie auf den ersten Blick von den inneren unterscheiden zu können; das Zeichen für die Staubblätter ist einem Antherenquerschnitt ähnlich gewählt, jedoch auf die Lage der Pollensäcke und auf ihre Öffnung nach innen oder außen keine Rücksicht genommen; sind verzweigte Staubblätter vorhanden, so ist dieses dadurch ausgedrückt, dass das Staubblattzeichen in Gruppen auftritt, wie in Fig. 342, wo die fünf Gruppen den fünf verzweigten Staubblättern entsprechen. Das Gynaeceum ist wie ein vereinfachter Querschnitt des Fruchtknotens behandelt, weil es so sich am leichtesten von den übrigen Theilen unterscheidet; die Punkte oder Knoten innerhalb der Fruchtknotenfächer bedeuten die Samenknospen, die aber nur in solchen Fällen angedeutet sind, wo ihre Stellung sich in so einfachem Schema wirklich ausdrücken ließ. Auf Verwachsung, Größe, Form der einzelnen Theile ist überall keine Rücksicht genommen[1]. — Der Con-

[1] Ein Diagramm, das auch diese Verhältnisse berücksichtigt, ist in Fig. 343 reproducirt.

struktion dieser Diagramme wurden z. Th. eigene sorgfältige Untersuchungen (von Sachs) meist aber die entwicklungsgeschichtlichen Studien Payer's (Organogénie), ferner Beschreibungen anderer Autoren (Döll, Eichler, Braun) zu Grunde gelegt.

Sachs unterscheidet zwischen dem empirischen und theoretischen Diagramm; das empirische giebt nur die Zahlen- und Stellungsverhältnisse so wieder, wie man sie in der Blüthe bei genauerer Untersuchung unmittelbar findet; enthält das Diagramm aber auch die Bezeichnung der Orte, wo Glieder abortirt sind, was durch Entwicklungsgeschichte und durch Vergleichung mit verwandten Pflanzen zu constatiren ist, enthält es überhaupt Bezeichnungen von Verhältnissen, die nur durch theoretische Betrachtungen zu gewinnen sind, so nennt er es ein theoretisches Diagramm. Zeigt sich nun bei der Vergleichung von zahlreichen Diagrammen, dass sie, obgleich empirisch verschieden, doch dasselbe theoretische Diagramm ergeben, so nennt er dieses gemeinsame theoretische Diagramm den Typus (das typische Diagramm), nach welchem jene gebildet sind. Die Ermittlung dieses Typus ist für die Erkenntniss der gegenseitigen Beziehungen der einzelnen Blüthenbildungen eines Verwandtschaftskreises sehr förderlich. Es ist aber nicht zu vergessen, dass ein solcher Typus zunächst nur eine reine Construktion, d. h. ein durch logische Combination und Abstraktion gewonnenes Schema ist. Ob wir, wenn wir uns auf den Standpunkt der Descendenztheorie stellen, berechtigt sind, diesen Typus als eine noch existirende oder bereits verschwundene Blüthenform zu betrachten, aus welcher die Blüthen mit »abgeleiteten« Diagrammen durch Fehlschlagen (Abortus) einzelner Glieder oder Verschmelzung derselben entstanden sind, das fragt sich in jedem einzelnen Falle[1]. Die Nichtberücksichtigung dieses Grundsatzes hat, wie die Erfahrung zeigt, nicht selten zu mehr oder weniger gewaltsamen Deutungen von Blüthenformen geführt.

Zunächst aber sollen hier einige Beispiele angeführt werden, in denen in der That das »typische Diagramm« auch als das der Stammform des betreffenden Verwandtschaftskreises anzusehen ist.

So z. B. bei den Scrophularineen. Dieselben haben »typisch« fünfzählige Blüthen, wie sie auch bei Verbascum (Fig. 343 *A*) vollzählig auftreten. Allein schon der Kelch zeigt nicht bei allen Arten die Fünfzahl: das hintere, gegen die Abstammungsaxe hin stehende Kelchblatt ist bei Veronica und Lathraea (Fig. 343 *D*, *E*) spurlos verschwunden. Es ist indes bei manchen Arten von Pedicularis und Veronica (z. B. Veronica latifolia) als kleines Zähnchen noch wahrnehmbar; bei den Gattungen, bei welchen es verschwunden ist, deutet die Stellung der andern Kelchblätter und die häufig fünfzählige Ausbildung der Krone (Fig. 343 *E*) darauf hin, dass das fünfte Kelchblatt auch hier im theoretischen Diagramm anzunehmen ist, obwohl auch die frühern Stadien der Blüthenentwicklung keine Andeutung derselben mehr zeigen. — Die Blumenkrone ist allgemein fünfzählig, allein die beiden oberen Glieder derselben sind nicht selten mit einander vereinigt, und dann erscheint sie vierzählig, wie bei Veronica. Das hintere Kronenblatt deutet durch seine größere Breite an, dass es die Stelle von zwei Kronenblättern einnimmt, von einer Verwachsung ist hier aber keine Rede. — Für das Diagramm weniger wichtig ist die äußere Configuration der fertigen Blumenkrone, interessante Verhältnisse finden sich bei den Staubblättern. Dieselben sind bei manchen Formen alle fünf gleich ausgebildet und alle fruchtbar, d. h. mit Staubbeuteln (Antheren, Mikrosporangien) versehen. Bei andern ist das hintere unfruchtbar, rudimentär oder ganz unterdrückt (Fig. 343 *B*, *E*). Bei Gratiola (Fig. 343 *C*) ist das hintere Staubblatt ebenfalls unterdrückt, aber zugleich die zwei vorderen unfruchtbar, als Staminodien ausgebildet. Bei Veronica (Fig. 343 *D*) endlich sind diese vollständig unterdrückt. Andere Abweichungen, so dass die zwei h i n t e r e n Staubblätter steril, bei manchen ganz unterdrückt sind, mögen hier nur er-

---

1) Die »Typenmethode« ist auch viel älter als die Descendenztheorie.

wähnt werden. Dass die Bildung des Fruchtknotens eine weniger abweichende ist, geht aus den Diagrammen hervor.

Für viele Monocotylen ist das Liliaceendiagramm typisch. Von diesem weichen die Orchideen in auffallender Weise ab, allein auch hier lässt sich zeigen, dass dieselben

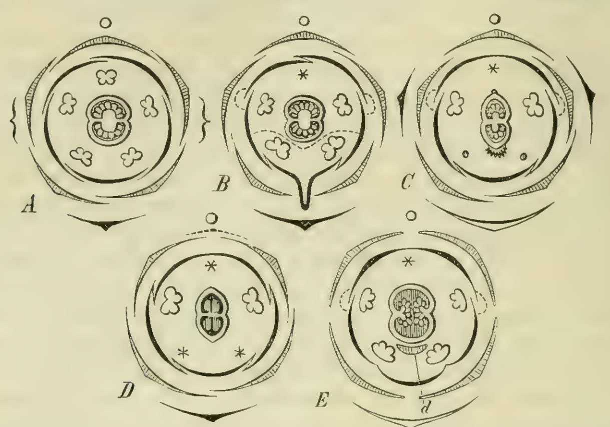


Fig. 343. Blüthendiagramme von Scrophulariaceen (aus EICHLER Blüthendiagramme I,). Die schraffirten Blätter sind die Kelchblätter, rechts und links bei *A* und *C* Vorblätter, unter den Blüthen deren Deckblätter, die abortirten Staubblätter sind mit Sternchen bezeichnet. *A* Verbascum nigrum, *B* Linaria vulgaris, die Unterlippe ist gespornt, die punktirte Linie giebt die »Gaumen«-Bildung an. *C* Gratiola officinalis: die beiden vorderen Staubblätter sind als Staminodien ausgebildet. *D* Veronica Chamaedrys mit vierzähligem Kelch und Corolle, *E* Lathraea squamaria, *d* Discusschuppe.

durch Annahme von Verkümmerungen gewisser Glieder auf das Liliaceendiagramm zurückgeführt werden können. Das Perigon ist hier in beiden Kreisen corollinisch entwickelt und gleich der ganzen Blüthe zygomorph (monosymmetrisch, s. unten) ausgebildet; von dem typisch aus zwei alternirenden dreigliedrigen Kreisen bestehenden Androeceum kommt bei den meisten Orchideen nur ein einziges Staubgefäß und zwar das vordere des äußeren Kreises zur Ausbildung (*A*), die anderen abortiren; von ihnen treten aber zuweilen in der jungen Knospe noch Andeutungen auf wie bei Calanthe veratrifolia (nach PAYER, vgl. Fig. 310), wo wenigstens die zwei vorderen des innern Kreises (nicht das hintere desselben) als kleine Höcker erscheinen, die aber bald wieder verschwinden; bei Cypripedium dagegen steht an Stelle des sonst fertilen Staubblattes vorn in der Blüthe ein großes Staminodium (Fig. 283), während die beiden seitlichen vorderen Antheren des inneren Kreises sich fertil entwickeln (Fig. 344 *B*); an Stelle dieser bei Cypripedium fruchtbaren Stamina finden sich bei Ophrydeen zwei kleine Staminodien neben dem Gynostemium (vgl. Fig. 354 *D*, *st*); bei Uropedium werden sogar alle drei inneren Staubblätter ausgebildet (DÖLL), bei Arundina pentandra sogar fünf (REICHENBACH fil.). Die mit dem Androeceum zum Gynostemium verwachsenen Carpelle sind zwar unter sich verschieden ausgebildet, eine Differenz, die indessen am unterständigen Fruchtknoten meist nicht bemerklich wird und im Diagramm daher nicht angedeutet ist.

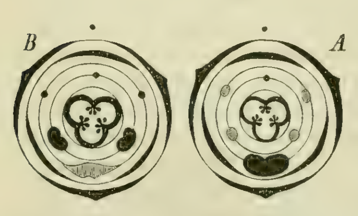


Fig. 344. Diagramme von Orchideen; *A* der gewöhnlichen Form, *B* von Cypripedium (vergl. Fig. 283); die Punkte bedeuten vollständig fehlende, die schraffirten Figuren angelegte, dann abortirte oder als Staminodien ausgebildete Stamina (vgl. den Text).

Der Anfänger, der diese Verhältnisse nachuntersuchen will, hat zu beachten, dass der lange unterständige Fruchtknoten der meisten Orchideen zur Blüthezeit Torsionen erfährt, wodurch die Hinterseite der Blüthe nach vorn zu liegen kommt; Querschnitte

auch von älteren Knospen zeigen jedoch die wahre Stellung der Blüthe zu ihrer Abstammungsaxe deutlich.

So wie die Orchideen lassen sich nun viele aber keineswegs alle Monocotylenblüthen aus einem Typus ableiten, der in den Liliaceen wirklich beobachtet wird und eine Blüthe darstellt, welche aus fünf alternirenden, dreigliedrigen Kreisen besteht, von denen die zwei äußeren die Hülle, die beiden folgenden das Androeceum, der letzte das Gynaeceum darstellt; doch kann auch dieses durch zwei Kreise vertreten sein und zuweilen findet statt des Abortus eine Vermehrung innerhalb einzelner Kreise statt, dass an Stelle eines Gliedes deren zwei treten (so z. B. bei Butomus Fig. 299).

Die Vermehrung der typischen Gliederzahl eines Blüthenkreises kann auf verschiedene Art eintreten, wie die folgenden Beispiele zeigen. Nach den ausführlichen Untersuchungen Eichler's[1]) lassen sich die Blüthen der Fumariaceen auf einen Typus zurückführen, in welchem sechs zweigliedrige, decussirte Paare vorhanden sind, nämlich:

zwei median gestellte Kelchblätter.
zwei laterale untere (äußere) } Blüthenblätter,
zwei mediane obere (innere) }
zwei laterale Staubblätter,
zwei mediane (stets abortirte) Staubblätter,
zwei laterale Fruchtblätter.

Die beiden lateralen Staubblätter sind aber bei manchen Fumariaceen (Dicentra, Corydalis) durch zwei Gruppen von je drei Staubfäden vertreten; jede Gruppe besteht aus einem mittleren und zwei seitlich neben ihm befindlichen Staubfäden, jener hat eine vierfächerige (ganze) Anthere, diese tragen je eine zweifächerige (halbe), ein Verhalten, welches Eichler durch die Annahme erklärt, dass die seitlichen Staubfäden nur Stipulargebilde (also Verzweigungen aus der Basis) des mittleren sind; bei den Hypocoeen nimmt Eichler eine Verwachsung von je zwei gegenüberstehenden Stipularstaubfäden an, so dass ein scheinbar viergliedriger Staubblattquirl entsteht.



Fig. 345. Diagramm der Fumariaceenblüthe (nach Eichler).

Nach demselben Autor lassen sich die Blüthen der Cruciferen und Cleomeen (eine Abtheilung der Capparideen) von einem Typus ableiten, der durch Fig. 346 *A* dargestellt ist und bei Cleome droserifolia, Arten von Lepidium, Senebiera, Capsella als empirisches Diagramm auftritt. Diese typische Blüthe besteht aus

zwei medianen unteren } Kelchblättern,
zwei lateralen oberen }
vier diagonal gestellten Corollenblättern in einem Kreis,
zwei lateralen unteren } Staubblättern.
zwei medianen oberen }
zwei lateralen Carpellen.

Abweichungen von diesem Typus werden nun dadurch hervorgebracht, dass an Stelle je eines der oberen (inneren) Staubfäden deren zwei oder mehr auftreten, bei den Cruciferen meist zwei (Fig. 347), bei den Cleomeen bald zwei, bald mehr (Fig. 344 *B*). Ein derartiger Ersatz eines Staubfadens durch zwei oder mehrere wird von Payer als Dédoublement, von Eichler u. a. als collatere Chlorise bezeichnet und scheint als eine

1) Über den Blüthenbau der Fumariaceen, Cruciferen und einiger Capparideen. Flora 1865. Nr. 28—35, u. 1869 p. 1., Blüthendiagramme p. 195 ff.; dort auch weitere Literatur. — Die Fumariaceenblüthen können aber auch anders aufgefasst werden, s. darüber die Andeutung unten.

sehr frühzeitig eintretende Verzweigung betrachtet werden zu können; darauf weist in diesem Falle z. B. die Thatsache hin, dass bei Atelanthera (einer Crucifere) die medianen Staubblätter nur gespalten, die beiden Hälftenpaare mit halben Antheren versehen sind, während bei Crambe jeder der vier inneren Staubfäden einen sterilen, seitlichen Zweig treibt, was als Beginn einer noch weiteren Vermehrung der Staubblätter gedeutet werden könnte, die bei der Crucifere Megacarpaea wie bei vielen Cleomeen wirklich vorkommt. Mag indessen die Vermehrung der typischen Zweizahl des inneren Staubblattkreises mechanisch und entwicklungsgeschichtlich auch noch dunkel sein, so scheint doch gewiss, dass gerade die Unbeständigkeit der Gliederzahl dieses Androeceumquirls darauf

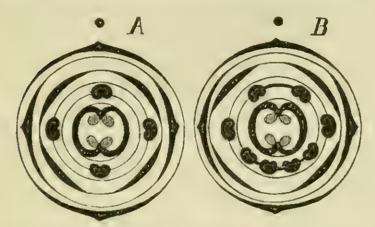


Fig. 346. Diagramme von Capparideen: *A* Cleome drosserifolia, *B* Polanisia graveolens (nach EICHLER).

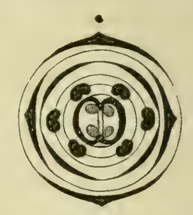


Fig. 347. Diagramm der Cruciferenblüthe.

hinweist, dass bei den Cruciferen und Cleomeen in diesem Theil der Blüthe eine Abweichung von der ursprünglichen typischen Zweizahl eingetreten ist, während die anderen Blüthenkreise eine auffallende Constanz bewahren; nur im Gynaeceum macht sich bei den Cruciferen Tetrapoma, Holargidium eine Abweichung darin geltend, dass außer den beiden lateralen noch zwei mediane Carpelle auftreten, welche einen vierklappigen Fruchtknoten bilden.

Die Annahme der Verdopplung einer ursprünglich einfachen Staubblattanlage ist nun in manchen Fällen auch gemacht worden, wo sie unzulässig ist, da ein anderer Vorgang vorliegt. Häufig ist diese hypothetisch-einfache Anlage entwicklungsgeschichtlich nicht zu sehen, und man spricht dann von einer »congenitalen« d. h. gleich beim Entstehen eintretenden Verdopplung, ein Ausdruck, der aber nichts weiter besagt, als dass zwei Anlagen auftreten, wo man bei andern Blüthen nur eine findet. Diese Thatsache lässt sich nun aber in manchen Fällen zurückführen zum Theil auf Wachsthumsverhältnisse der Organanlagen[1]. Es ist nämlich eine allgemeine, auch für die vegetative Region giltige Regel, dass die Zahl der Organanlagen an einem Spross z. B. zunimmt, entweder wenn bei gleichbleibender Oberfläche des Sprosses die Größe der Organanlagen plötzlich abnimmt, oder wenn bei gleichbleibender Größe der Organanlagen die sie producirende Oberfläche des Sprosses rasch zunimmt. Ein instruktives Beispiel für den ersten Fall bieten die Hüllblätter an den Blüthenkolben von Typha. Diese Hüllblätter sind zweizeilig gestellt, im unteren Theil des Kolbens nimmt jede Hüllblattanlage an der Stelle, wo sie entspringt, den halben Kolbenumfang ein. Gegen die Spitze des Kolbens hin werden die Hüllblätter aber rudimentär, die Anlagen kleiner, und nun sieht man statt einer Hüllblattanlage zwei oder drei kleine, vollständig von einander getrennte Blattanlagen auftreten. Hier von einer »congenitalen Spaltung« zu reden wäre eben nur eine Redensart, die den Thatbestand unnöthig umschreibt. Der Familienkreis der Rosaceen bietet nun interessante Verhältnisse für das Vorkommen ähnlicher Vorgänge bei Blüthen. Die Rosaceenblüthen sind meist fünf-, zuweilen auch vierzählig. Bei

---

1) Vgl. HOFMEISTER, Allg. Morphologie der Gewächse. p. 475. — SCHWENDENER, Mechanische Theorie der Blattstellungen. Leipzig 1878. — GOEBEL, Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Blattes. III., Über die Stellung der Staubblätter in einigen Blüthen. Bot. Ztg. 1882.

einigen Arten folgen nun auf die fünfzählige Corolle fünf alternipetale Staubblätter (Fig. 347 *I*). Nun aber erfolgt bei manchen Arten eine Größenabnahme der Staubblattanlagen, und auf die ersten fünf Staubblätter folgen nicht fünf andere, sich in deren Zwischenräume stellende, sondern zehn (Fig. 348 *II*). Und zwar schließen sich von diesen zehn Staubblattanlagen je zwei an eine der vorausgegangenen fünf Staubblattanlagen an. Dass hier nicht etwa an ein Dédoublement von 5 episepalen Staubblättern zu denken ist, habe ich a. a. O. im Einzelnen nachgewiesen. Bei andern Rosaceen (Fig. 348 *III*) findet derselbe Vorgang gleich beim ersten Auftreten der Staubblätter statt, d. h. es bilden sich

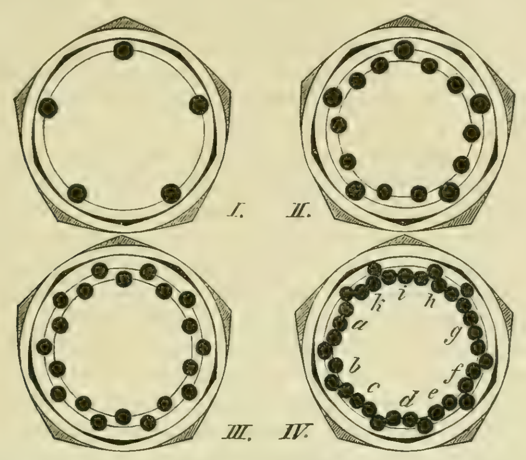


Fig. 348. Diagramme verschiedener Rosaceen (Fruchtblätter nicht eingezeichnet). *I* Sibbaldia cuneata (auch Einzelfälle von Agrimonia-Arten). *II* Agrimonia odorata: auf den ersten fünfzähligen Staubblattkreis folgt ein zehnzähliger. *III* Potentilla, auf die fünfgliedrige Blumenkrone folgt ein zehnzähliger Staubblattkreis mit dem ein weiterer zehnzähliger alternirt. *IV* Rubus Idaeus (Einzelfall) (nur der äußerste Staubblattkreis gezeichnet) auf die fünfzählige Blumenknospe folgt ein zehnzähliger Staubblattkreis, in die Interstitien zwischen je zwei Staubblättern wird aber nicht wie bei *III* ein weiteres, sondern je nach den Wachsthumsverhältnissen der betreffenden Blüthenaxenzone 1—4 eingeschaltet, bei *a* 3, *b* 1, *c* 3, *d* 2, *e* 2, *f* 2, *g* 4, *h* 2, *i* 3, *k* 2.

nicht fünf mit den Kronenblättern abwechselnde Staubblattanlagen sondern 10, von denen je zwei an eine Kronenblattanlage sich anschließen. Ist nun das Wachsthum des Blüthenbodens überall ein gleichmäßiges, so können vor den Zwischenräumen dieser zehn Staubblätter wieder ebensoviel andere erscheinen, man hat dann also ein auf die fünfgliedrige Blumenkrone folgendes aus zwei 10gliedrigen »Kreisen« bestehendes Androeceum. Allein in vielen Fällen ist das Wachsthum der einzelnen Regionen des Blüthenbodens nach Anlegung der ersten zehn Staubblattanlagen ein ungleichmäßiges. Bei Rubus Idaeus z. B. wachsen die Regionen des Blüthenbodens, die vor den Kelchblättern liegen, stärker als die vor den Kronenblättern liegenden. In Folge dessen tritt nun auch vor jedem Kelchblatt meist nicht ein, sondern mehrere, ganz unabhängig von einander entstehende Staubblattanlagen auf. Eine findet sich nur ausnahmsweise, wenn der Blüthenboden hier sehr wenig gewachsen ist, gewöhnlich sind es zwei, zwischen die dann noch ein oder zwei andere, neue Staubblattanlagen eingeschaltet, interponirt werden (Fig. 348 *D*), vor jedem Blumenblatt aber treten hier zwei Staubblattanlagen auf, die auffallend klein sind, auch durch eine größere ersetzt werden können. Auch hier habe ich gezeigt, dass von einer Verdopplung nicht die Rede sein kann, vielmehr die Zahl der Organanlagen an einem bestimmten Platz lediglich von den Raumverhältnissen desselben und den Größenverhältnissen der Organanlagen abhängt. — Bei andern Rubusarten wächst dagegen gerade die Region des Blüthenbodens vor den Kronenblättern besonders stark, und in Folge dessen finden wir hier mehr Organanlagen als vor den Kelchblättern. Be-

züglich der ziemlich mannigfaltigen Einzelnheiten muss auf die citirte Abhandlung verwiesen werden, wo auch gezeigt wird, dass die Rosaceen eine Familie sind, bei der Zahl und Stellung der Blüthentheile so variiren, dass von einem typischen Diagramm hier kaum die Rede sein kann. Ähnliche Vorgänge finden sich auch bei andern Blüthen, so z. B. bei Citrus, Tetragonia, ferner bei Alisma und Butomus unter den Monocotylen, wo ebenfalls auf einen dreigliedrigen Blumenblattkreis ein sechszähliger Staubblattkreis folgt. Auch bei den oben erwähnten Fumariaceen scheint es mir natürlicher, anzunehmen, dass nicht eine Verzweigung der beiden Staubblätter vorliegt, sondern dass nach Anlegung derselben eine plötzliche Größenabnahme bei den Staubblattanlagen auftritt, es entstehen deshalb nicht zwei sondern vier, die sich paarweise den erstentstandenen Staubblattanlagen anschließen, ähnlich wie bei Agrimonia (Fig. 348 *II*). Dadurch scheint mir auch den Verhältnissen bei verwandten Pflanzen (Papaveraceen) mehr Rechnung getragen zu werden, und auch die Entwicklungsgeschichte scheint damit übereinzustimmen.

Von sonstigen Stellungsverhältnissen verdienen hier die sog. »obdiplostemonischen Blüthen« noch eine besondere Erwähnung. Bei vielen Dicotylen besteht das Androeceum aus zwei Kreisen, von denen der eine durch Alternation (Abwechslung) mit den Kelchblättern über die Kronenblätter fällt (Kronstaubfäden), der andere vor den Kelchblättern steht (Kelchstaubfäden). Es können nun entweder die Kelch- oder die Kronenstaubfäden den äußeren Kreis bilden, im ersteren Fall besteht die normale (d. h. am häufigsten vorkommende) Alternation, diese Stellung wird als Diplostemonie bezeichnet, im zweiten Fall stehen die Kronstaubfäden zu äußerst, die Kelchstaubfäden weiter innen, so dass die normale Alternation zwischen Krone und Staubblättern unterbrochen erscheint: Obdiplostemonie. Die Erscheinung der Obdiplostemonie hat nun verschiedene Deutungen erfahren, welche dieselbe in Einklang mit den sonst vorkommenden Stellungsverhältnissen (Alterniren) zu bringen suchen. Sachs erklärt die erwähnte Thatsache daraus, dass zwischen den bereits vorhandenen Gliedern innerhalb der noch sehr jungen Knospe neue gleichartige Glieder auf derselben Zone des Blumenbodens entstehen, dass also, wie es schon oben genannt wurde, neue Glieder interponirt werden. So fand er es z. B. bei Dictamnus Fraxinella (Fig. 304); im Diagramm Fig. 349 ist dieses Verhalten dadurch ausgedrückt, dass die später auftretenden Staubblätter nicht schwarz gehalten sind wie die zuerst entstandenen, sondern nur schraffirt. Aus den Abbildungen und Beschreibungen Payer's glaubt er schließen zu dürfen, dass bei der nahe verwandten Ruta und den in denselben Verwandtschaftskreis gehörigen Familien der Oxaliden, Zygophylleen, Geraniaceen derselbe Vorgang stattfindet, dass auch hier nachträglich fünf Staubfäden zwischen die schon angelegten fünf Kelchstaubfäden eingeschaltet (interponirt) werden. Denkt man sich die fünf interponirten Staubfäden beseitigt, so bleibt eine regelmäßig pentamere Blüthe mit vier fünfgliedrigen, alternirenden Kreisen übrig, wie sie bei den nahe verwandten Linneen und Balsamineen sich findet.



Fig. 349. Diagramm von Dictamnus Fraxinella (vergl. Fig. 304).

Ob dabei die später entstehenden Stamina auf gleicher Höhe mit den ersten (Diplostemonie) oder tiefer als diese hervortreten, richtet sich offenbar darnach, wo bei den Formenveränderungen des wachsenden Blüthenbodens gerade mehr Raum frei wird. Beispiele für eine solche Interponirung nach Raumverhältnissen des Blüthenbodens haben wir oben bei den Rosaceen kennen gelernt. Bei den Obdiplostemonen stehen aber einer solchen Erklärung andere entwicklungsgeschichtliche Angaben gegenüber[1]).

---

1) Frank: Über die Entwicklung einiger Blüthen mit besonderer Berücksichtigung der Theorie der Interponirung. Pringsheim, Jahrb. für wissensch. Botan. Bd. X. p. 20.

Nach FRANK soll keine Interponirung hier stattfinden, sondern die Kronenstaubfäden die älteren sein, und mit ihnen alternirend dann die Kelchstaubfäden entstehen. — Wie dem nun auch sei, jedenfalls ist zu berücksichtigen, dass die Thatsache, dass die Blüthentheile gewöhnlich alterniren, eben nur ein Erfahrungssatz ist, der seine Allgemeingiltigkeit verliert, sobald eine Anzahl entgegenstehender Thatsachen bekannt werden.

Blüthenformeln. Das Diagramm kann unter Umständen wenigstens zum Theil durch einen aus Buchstaben und Zahlen zusammengesetzten Ausdruck ersetzt werden; in einer solchen Blüthenformel lassen sich zwar die Stellungsverhältnisse nicht immer genau ausdrücken, sie hat aber den Vorzug, dass sie sich mit gewöhnlichen Typen drucken lässt, und, was vielleicht höher anzuschlagen, sie ist einer weitgehenden Verallgemeinerung fähig, indem man die bestimmten Zahlen durch Buchstaben, als allgemeine Zahlenbezeichnungen, ersetzt.

Die Construktion und Anwendung derartiger Ausdrücke wird sich an einigen Beispielen leicht verständlich machen lassen[1]).

Die Formel $K3C3A3+3G3$ entspricht dem Diagramm der Liliaceen Fig. 340 und bedeutet also, dass jeder der beiden Hüllkreise, nämlich der äußere K und der innere C, aus 3 Gliedern besteht, dass sich das Androeceum A aus zwei dreigliedrigen Kreisen (3+3), das Gynaeceum wieder nur aus einem solchen aufbaut; das Diagramm zeigt, dass diese dreigliedrigen Kreise ohne Unterbrechung alterniren; da dies der gewöhnliche Fall bei Blüthen ist, so wird er nicht besonders bezeichnet. — Die Formel $K3C3A3^2+G3+3$ giebt die Zahlenverhältnisse der Blüthe von Butomus umbellatus (Fig. 299); sie unterscheidet sich von der vorigen dadurch, dass das Gynaeceum G aus zwei dreigliedrigen Kreisen von Carpellen (3+3) besteht, und dass im Androeceum A die typischen drei Stamina des äußeren Kreises durch je zwei Stamina ersetzt sind, was durch 3^2 ausgedrückt ist. — Die Formel $K0C3A3+3G3$ entspricht dem Diagramm der Blüthe von Bambusa und unterscheidet sich von den ersten nur durch den Partialausdruck $K0$, welcher bedeutet, dass der äußere Perigonkreis nicht vorhanden ist. — Die Zahlenverhältnisse der Orchideenblüthe Fig. 344 A würden sich durch die Formel $K3C3A\ddot{1}+0G3$ ausdrücken lassen, in welcher das Zeichen $A\ddot{1}+0$ bedeutet, dass der innere Kreis des Androeceums in allen Gliedern abortirt, dass dagegen im äußeren Kreise nur die beiden hinteren fehlschlagen, während das vordere äußere Stamen sich vollständig entwickelt; die Stellung der beiden Punkte über der Zahl 1 ($\ddot{1}$) soll bedeuten, dass die abortirenden Glieder die hinteren sind; wären es vornstehende Glieder, so würde man die Punkte unter die Zahl setzen wie in der Formel $K0C2A3+0G2$, welche der gewöhnlichen Grasblüthe entspricht. — Die Formel $K2C2A2+2G2$ giebt die Zahlenverhältnisse der aus decussirten Paaren aufgebauten Blüthe von Majanthemum bifolium, die Formel $K4C4A4+4G4$ oder auch $K5C5A5+5G5$ die Zahlenverhältnisse der aus vier- oder fünfgliedrigen Kreisen bestehenden von Paris quadrifolia wieder. Diese und die meisten anderen Formeln von Monocotylenblüthen lassen sich nun in einem allgemeinen Ausdruck

$$KnCnAn+nGn(+n)$$

vereinigen, welcher aussagt, dass die zu diesem Typus gehörigen Blüthen gewöhnlich aus fünf gleichzähligen, alternirenden Quirlen sich aufbauen, wovon zwei als Hüllkreise, zwei als Staminalkreise, gewöhnlich einer als Carpellkreis sich entwickelt; die Klammer $(+n)$ am Schluss der Formel bedeutet, dass zuweilen noch ein zweiter Carpellkreis vorkommt; die allgemeine Zahl n kann, wie die mitgetheilten Beispiele zeigen, den Werth 3 oder 2, oder 4, oder 5 haben; gewöhnlich ist $n = 3$. Tritt in einem Kreise eine beträchtliche

---

1) Schon GRISEBACH (Grundriss der syst. Bot. Göttingen 1854) hat die Zahlenverhältnisse der Blüthe in ähnlicher Weise bezeichnet, indem er die Zahlen der Querglieder einfach hinter einander schrieb, auch Verwachsungen durch Striche andeutete.

Vermehrung der Gliederzahl ein, und ist diese Zahl, wie gewöhnlich in solchen Fällen, eine schwankende, so kann dies durch das Zeichen ∞ ausgedrückt werden; sie ist z. B. für Alisma Plantago $K3\,C3\,A3 + 3\,G\infty$.

Es wurde schon erwähnt, dass die Stellung der Kreise nicht weiter bezeichnet wird, wenn sie alterniren; tritt eine Abweichuug von dieser Regel ein, so kann dies durch verabredete Zeichen mehr oder minder genau ausgedrückt werden; so würde z. B. in der Formel der Cruciferenblüthen (Fig. 347) $K2 + 2\,C \times 4\,A2 + 2^2 G2 (+ 2)$ das Zeichen $C \times 4$ bedeuten, dass den decussirten Paaren des Kelches die Corolle als viergliedriger Quirl folgt, dessen Glieder aber zu den vorigen diagonal gestellt sind; um die Superposition zweier auf einander folgender Quirle auszudrücken, könnte man einen senkrechten Strich hinter die Zahl des ersten setzen, z. B. $K5\,C5 \mid A5^{v}\,G5$; in dieser für Hypericum calycinum geltenden Formel würde $\mid A5^{v}$ bedeuten, dass das Androeceum aus fünf verzweigten (5^{v}) Staubblättern besteht, welche den Gliedern der Corolle superponirt ($C5 \mid A$) sind; soll endlich angezeigt werden, das zwischen die Glieder eines Quirls die eines zweiten auf gleicher Höhe interponirt sind, so könnte man die Zahl der neu hinzukommenden Glieder einfach neben die des ursprünglichen Quirls setzen: also dem Diagramm Fig. 349 entsprechend $K5\,C5\,A5 \cdot 5\,G5$.

Bei den bisher aufgestellten Formeln wurden etwaige Verwachsungen nicht beachtet; man kann sie aber unter Umständen leicht durch verabredete Zeichen andeuten; so würde in der Formel für Convulvulus $K5\,\widehat{C5}\,A5\,\widehat{G2}$ die Bezeichnung $\widehat{C5}$ eine fünfgliedrige gamopetale Corolle, $\widehat{G2}$ einen zweigliedrigen (aus zwei Carpellen verwachsenen) Fruchtknoten bedeuten; in der Blüthenformel der Papilionaceen $\widehat{K5}\,C5\,A\widehat{5+4}+1\,G1$ würde $A\widehat{4+4}+1$ besagen, dass die fünf Stamina des äußeren und vier des inneren Kreises zu einer Röhre verwachsen sind, während das hintere des inneren Kreises frei bleibt[1]).

Die Art der Formelschreibung wird nach dem Zweck, den man eben verfolgt, verschieden ausfallen müssen; je mehr Beziehungen man ausdrücken will, desto complicirter wird die Formel werden, und man hat dann darauf zu achten, dass sie nicht etwa durch Überladung mit vielen Zeichen ihre Übersichtlichkeit verliert.

Die bisher mitgetheilten Formeln bezeichnen sämmtlich cyklische Blüthen; spiralig gestellte Blüthentheile könnte man durch ein vorgesetztes $\sim$ als solche kenntlich machen und ihrer Zahl auch den Divergenzbruch beifügen; so könnte z. B. die Formel $K{\sim}{}^{2}/_{5}\,5\,C{\sim}{}^{3}/_{8}\,8\,A{\sim}{}^{8}/_{21}\,\infty\,G{\sim}3$ die Stellungs- und Zahlenverhältnisse von Aconitum nach Braun's Angaben ausdrücken und bedeuten, dass alle Blattformationen dieser Blüthe spiralig gestellt sind, und dass der Kelch aus 5 Blättern nach $^{2}/_{5}$ Divergenz, die Corolle aus 8 nach $^{3}/_{8}$ Divergenz, das Androeceum aus unbestimmt vielen Staubblättern nach $^{8}/_{21}$ Divergenz besteht; es würde aber auch genügen, das Zeichen der spiraligen Stellung, da es in allen Formationen wiederkehrt, nur einmal und vor die ganze Formel zu setzen, also:

$$\sim K\,{}^{2}/_{5}\,5 \cdot C\,{}^{3}/_{8}\,8\,A\,{}^{8}/_{21}\,\infty\,G3.$$

Bei den cyklisch geordneten Blüthen ist die Angabe der Divergenz im Allgemeinen überflüssig, da die Glieder jedes Quirls gewöhnlich gleichzeitig entstehen und so gestellt sind, dass sie den Kreis in gleiche Theile theilen; entstehen sie ungleichzeitig nach einer bestimmten Divergenz im Kreise fortschreitend, wie die meisten drei und fünfgliedrigen Kelche, so kann dies durch Angabe der Divergenz hinter der Gliederzahl angedeutet werden, z. B. bei den Lineen: $K5\,{}^{2}/_{5}\,C5\,A5\,\widehat{G5}$; entstehen dagegen die Glieder eines Quirls von vorn nach hinten fortschreitend, so kann dies ein aufrechter Pfeil $\uparrow$ anzeigen, z. B. Papilionaceen $K5\uparrow C5\uparrow A5\uparrow + 5\uparrow G1$, entstehen sie von hinten nach vorn, so wird der Pfeil nach unten gerichtet, z. B. Reseda $Kn \downarrow Cn \downarrow Ap \downarrow + q \downarrow Gr$, wo wegen der Variabilität der

1) Vgl. auch Rohrbach, Bot. Zeit. 1870, pag. 816 ff.

Zahlen in den Kreisen Buchstaben gesetzt sind (vergl. Payer, Organogénie, und pag. 478 [1]).

Auch die Stellung des Fruchtknotens kann in den Blüthenformeln ausgedrückt werden. Ein Strich über der Ziffer hinter G z. B. $G(\overline{3})$ bedeutet, dass der Fruchtknoten unterständig, ein Strich unter der Zahl z. B. $G(\underline{3})$, dass er oberständig ist. Für Kelch und Corolle wird, wenn dieselben nicht von einander unterschieden sind, die Blüthenhülle aber als Perigon bezeichnet wird, auch P geschrieben, also lautet z. B. die Formel für die Liliaceen: $P3+3$, $A3+3$, $G(\underline{3})$ für die Amaryllideen (mit unterständigem Fruchtknoten) $P3+3$, $A3+3G(\overline{3})$.

7) Entstehungsfolge der Blüthentheile. Wie an anderen Sprossaxen entstehen auch an der Axe des Blüthensprosses die Blattgebilde in akropetaler Ordnung unterhalb des fortwachsenden Scheitels; bei der Blüthenbildung ist es aber nicht selten, dass das Scheitelwachsthum der Axe erlischt oder doch sich sehr verlangsamt, während das Axengewebe (der Blüthenboden) noch an Umfang zunimmt und zugleich Querzonen intercalaren Längenwachsthums hervortreten. Unter solchen Umständen wird die akropetale Entwicklungsfolge gestört, und es können zwischen den schon gebildeten Blattkreisen neue eingeschaltet werden. Aber auch innerhalb desselben Blüthenkreises können die einzelnen Glieder in sehr verschiedener Reihenfolge auftreten, je nachdem die blattbildende Zone des Blüthenbodens ringsum gleichmäßig sich verhält (bei polysymmetrischen Blüthen) oder auf der Vorderseite oder Hinterseite in ihrer Entwicklung vorauseilt (besonders bei monosymmetrischen, zygomorphen Blüthen).

Bei den spiraligen Blüthen [1]) machen sich derartige Störungen der akropetalen Entwicklungsfolge um so weniger geltend, je zahlreicher die spiralig geordneten Glieder sind, und je länger das Scheitelwachsthum der Blüthenaxe andauert; die spiralig (schraubig) geordneten Glieder entstehen eines nach dem anderen in aufsteigender Ordnung; die Divergenz kann dabei constant bleiben oder sich ändern. So entstehen nach Payer bei den Ranunculaceen und Magnolien die Hüllblätter und Staubfäden zwar in continuirlicher Spirale, aber jeder Cyklus der letzteren ist aus einer größeren Zahl von Gliedern gebildet als bei jener; bei Helleborus odorus z. B., wo alle Organe der Blüthe spiralig geordnet sind, enthält der corollinische Cyklus nur 13, jeder staminale 21 Glieder. Nach Braun ist bei Delphinium Consolida der Kelch ein Cyklus der $^2/_5$-Stellung [2]), dann erleidet die Divergenz eine kleine Änderung, ohne aber von $^2/_5$ auffallend abzuweichen, der erste Cyklus dieser veränderten Stellung ist die Blumenkrone, die drei folgenden sind die Staubblätter, den Schluss macht ein Carpell; bei Nigella, Abtheilung Garidella, ist der erste $^2/_5$-Cyklus Kelch, der zweite die Blumenkrone, dann folgt eine etwas veränderte $^3/_8$-Stellung, von welcher die Staubblätter einen bis zwei Cyklen einnehmen, den Schluss machen drei bis vier Carpelle; bei Delphinium, Abtheilung Delphinellum, ist der Kelch ein $^2/_5$-Cyklus, die Blumenkrone ein $^3/_8$-Cyklus, dann folgen zwei bis drei Cyklen einer Annäherungsstellung an $^3/_8$ als Staubblätter, die Spirale schließt mit drei Carpellen; bei Delphinium, Abtheilung Staphisagria, und Aconitum ist der Kelch ein $^2/_5$-Cyklus, die Blumenkrone ein $^3/_8$-Cyklus, die Staubblätter stehen in ein bis zwei Cyklen der $^8/_{21}$- oder der $^{13}/_{34}$-Divergenz; drei bis fünf, selten mehr Fruchtblätter machen den Schluss. Man hat bei diesen Stellungsverhältnissen zu beachten, dass die Glieder auf einander folgender Cyklen in Orthostichen stehen, wenn die Divergenz constant bleibt, dass die Orthostichen aber in schiefe Reihen übergehen, wenn sich die Divergenz um einen geringen Betrag ändert.

---

1) Vgl. Payer: Organogénie, p. 707 ff. und Braun: Jahrb. f. wiss. Bot.: Über den Blüthenbau der Gattung Delphinium.

2) Man vrgl. jedoch das unten über die nach $^1/_3$- und $^1/_5$-Divergenz entstehende Sepala und Petala Gesagte.

Bei cyklischen Blüthen hat man zunächst die Entstehungsfolge der Kreise unter sich und dann die Entstehung der Glieder innerhalb eines Kreises zu unterscheiden, obgleich beides thatsächlich eng zusammenhängt. Eine Störung der akropetalen Reihenfolge in der Entstehung der Kreise macht sich z. B. dann geltend, wenn die Carpelle bereits angelegt werden, bevor sämmtliche (tiefer als sie stehende) Staubblätter hervorgetreten sind (Rubus, Potentilla, Rosa)[1]), oder wenn der Kelch erst nach dem Androeceum entsteht (Hypericum calycinum HOFMEISTER), oder wenn der Kelch erst nach der schon weit vorgeschrittenen Ausbildung der Corolle, selbst erst nach Anlage der Stamina und Carpelle bemerklich wird, wie bei den Compositen, Dipsaceen, Valerianeen, Rubiaceen.

Eine der merkwürdigsten Abweichungen von der allgemeinen Regel der Entwicklungsfolge der Blüthenkreise tritt bei den Primulaceen insofern auf, als bei ihnen oberhalb des Kelches fünf Protuberanzen (Primordien) auf dem Blüthenboden entstehen, aus deren jeder ein Stamen emporwächst; aus der Rückenseite (Unterseite) der Staminalbasis oder des Primordiums sprosst später je ein Corollenzipfel hervor. PFEFFER, der diese Entwicklungsfolge beobachtete (Jahrb. für wiss. Bot. VII. p. 194) deutet die Corollenzipfel als dorsale Auswüchse der Staubblätter (rückenständige Ligulargebilde), wie wir deren z. B. an den Staubblättern der Asclepiadeen in Form caputzenförmiger Nektarien bei Vorhandensein einer wirklichen Corolle vorfinden. Die Primulaceenblüthe wäre also dieser Angabe nach apetal im morphologischen Sinne des Worts, da die Corolle nicht einen eigenen Blüthenkreis, sondern nur einen Auswuchs des Staminalkreises darstellt. — Bei anderen Dicotylenfamilien dagegen entstehen superponirte Corollen und Androeceen gesondert und in akropetaler Folge, so z. B. bei den Ampelideen, wahrscheinlich auch den Rhamneen, Santalaceen, Chenopodeen u. a.

Innerhalb des Blüthenkreises können, zumal dann, wenn die Blüthen selbst sich später zygomorph ausbilden, die einzelnen Glieder nach und nach von vorn nach hinten oder umgekehrt fortschreitend entstehen: so entsteht z. B. bei den Papilionaceen das vordere mediane Kelchblatt zuerst, dann gleichzeitig rechts und links eines, endlich die beiden hinteren; noch bevor diese letzten hervortreten, entstehen die beiden vorderen Petala, auf welche nach hinten rechts und links fortschreitend die andern vier folgen; ebenso wird auch das Androeceum (aus zwei fünfzähligen alternirenden Kreisen bestehend) von vorn nach hinten succesive angelegt. (Über die nahe verwandten Caesalpinieen vgl. ROHRBACH bot. Ztg. 1870, p. 826). Bei den Resedaceen (Reseda und Astrocarpus) dagegen entstehen die Petala, Stamina und Carpelle nach PAYER[2]) von hinten anfangend, beiderseits fortschreitend nach vorn (vergl. Fig. 350).

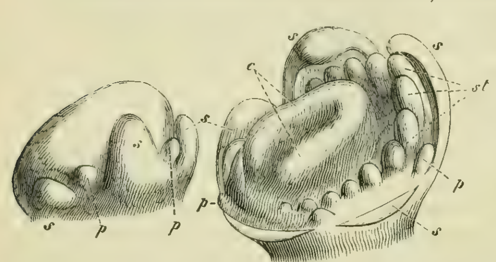


Fig. 350. Entwicklung der Blüthe von Reseda odorata nach PAYER, links eine jüngere, rechts eine ältere Knospe, an letzterer die vorderen Kelchblätter *s* weggeschnitten, die hinteren erhalten. *pp* Blumenblätter, *st* Staubblätter hinten schon groß, vorn noch nicht angelegt, *c* das Carpell.

Wenn der Kelch aus Blattpaaren besteht, so bilden sich, wie PAYER hervorhebt, die Sepala eines Paares gleichzeitig; ist der Kelch jedoch ein drei- oder fünfzähliger Kreis, so entstehen seine Glieder gewöhnlich nach einander und nach der Divergenz $1/3$ oder resp. $2/5$ fortschreitend; die darauf folgenden Kreise (Corolle, Stamina, Carpelle) pflegen

1) Vgl. HOFMEISTER: Allgem. Morph. p. 462 ff., wo auch die betreffenden Beobachtungen PAYER's zusammengestellt sind;

2) Vgl. auch GOEBEL a. a. O. Bot. Ztg. 1882.

dann aber (abgesehen von den genannten und noch zu nennenden Ausnahmen) als simultane Quirle aufzutreten. Es mag hier darauf aufmerksam gemacht werden, dass die Entstehungsfolge, nach einer bestimmten Divergenz, z. B. $\frac{1}{3}$ oder $\frac{2}{5}$ von einem Punkte aus fortschreitend, an sich noch kein Beweis dafür ist, dass die Stellung eine spiralige sei[1]; sie kann dabei ebenso gut ein Quirl sein; es hängt das eben davon ab, ob die betreffenden Blattgebilde auf gleicher Höhe (in gleicher Distanz vom Blüthencentrum) oder nicht entstehen; ist jenes der Fall, so ist es ein Quirl; wenn die Glieder jedoch in akropetaler Ordnung in verschiedenen Höhen (dem Blüthencentrum sich mit jedem Divergenzschritt nähernd) auftreten, so ist es eine spiralige Anordnung; letzteres scheint bei vielen Kelchen wirklich der Fall zu sein, ob dies aber immer da, wo die Sepala nach $\frac{1}{3}$ oder $\frac{2}{5}$ Divergenz entstehen, zutrifft, ist sehr fraglich.

Hier sind nun auch die schon oben genannten Fälle nochmals hervorzuheben, wo zwischen den Gliedern eines Kreises auf gleicher Höhe mit diesen neue Glieder entstehen[2]. Bei den Oxalideen, Geraniaceen, Rutaceen, Zygophyllen wird so ein ganzer fünfgliedriger Kreis zwischen die schon vorhandenen Stamina interponirt[3]; bei Peganum Harmala wird nach Payer sogar ein Kreis von 10 Staubfäden gebildet, die paarweise nicht zwischen den ersten fünf, sondern tiefer als diese, an den Basen der Petala entstehen; ob die später entstehenden Stamina auf gleicher Höhe mit den ersten oder tiefer als diese hervortreten, richtet sich offenbar danach, wo bei den Formveränderungen des wachsenden Blüthenbodens gerade mehr Raum frei wird. Eine noch weiter gehende Abweichung von dem gewöhnlichen Verhalten findet sich bei den Acerineen, Hippocastaneen, Sapindaceen, wo nach Payer zuerst ein fünfgliedriger Staminalwirtel alternirend mit der Corolle entsteht, in welchen dann nachträglich ein unvollständiger Kreis von zwei bis vier Staubfäden auf gleicher Höhe eingeschaltet wird, wie die Abbildungen des genannten Autors zeigen. Bei Tropaeolum entstehen dagegen nach Payer und Rohrbach[4]) nach Anlage der Petala zunächst drei Stamina, zwischen denen dann noch fünf neue auftreten, deren Entfernung vom Blüthencentrum aber eher größer als die der drei primären ist.

8) Symmetrie der Blüthe. Bei Blüthensprossen kommt viel häufiger als bei anderen Sprossen wirkliche Symmetrie und entschiedene Bilateralität vor. Abweichend von dem laxen Sprachgebrauch vieler Botaniker versteht Sachs auch hier unter symmetrischen Gebilden solche, die sich in Hälften theilen lassen, von denen die eine als genaues Spiegelbild der anderen erscheint; ist eine Blüthe nur durch eine einzige Ebene in dieser Art heilbar, so nennt er sie einfach symmetrisch oder monosymmetrisch; lässt sie sich durch zwei oder mehr Schnitte jedesmal symmetrisch theilen, so heißt sie doppelt oder resp. mehrfach symmetrisch (polysymmetrisch); der schon von Braun angewendete Ausdruck »zygomorph« kann gleichzeitig für monosymmetrische und solche doppelt symmetrische Blüthen gelten, deren mediane Theilung ganz anders geformte Hälften ergiebt als die laterale Theilung (z. B. Dielytra). Regelmäßig nennt Sachs eine polysymmetrische Blüthe nur dann, wenn die symmetrischen Hälften, welche die eine Theilung liefert, gleich oder sehr ähnlich sind den symmetrischen Hälften, welche jede andere Theilung liefert, oder was dasselbe bedeutet, wenn man durch zwei,

---

1) Vgl. z. B. die succedanen ächten Quirle der Charen.

2) Vgl. dagegen die oben erwähnte Angabe von Frank über obdiplostemone Blüthen.

3) Vgl. darüber auch Pfeffer in Jahrb. f. wiss. Bot. VIII, p. 205.

4) Rohrbach (Bot. Ztg. 1869, No. 50, 51) deutet indessen diese Beobachtungen anders, als oben angedeutet ist; die gleiche oder selbst größere Entfernung der späteren Staubfäden vom Blüthencentrum beweist aber entschieden, dass hier eine von außen nach innen fortschreitende Entstehung in spiraliger Anordnung nicht angenommen werden kann.

drei oder mehr Längsschnitte eine Blüthe in vier, sechs oder mehr gleiche oder ähnliche Ausschnitte (Sektoren) theilen kann.

Bei der genauen Bestimmung der Symmetrieverhältnisse einer Blüthe hat man zunächst zwischen den Stellungsverhältnissen, wie sie das Diagramm darstellt, und der Gesammtform der Blüthe, wie sie sich in der Ausbildung der Organe verwirklicht, zu unterscheiden.

Beachtet man zunächst nur die Stellungsverhältnisse, so leuchtet ein, dass diese in rein spiralig aufgebauten Blüthen niemals symmetrisch vertheilt sein können, dass aber in hemicyklischen wenigstens die cyklisch geordneten Glieder auch möglicherweise symmetrisch vertheilt sind. — Sind die Blüthentheile dagegen sämmtlich im Kreise geordnet, so sind sie auch gewöhnlich mono- oder polysymmetrisch auf dem Blüthenboden vertheilt; so ist z. B. das Diagramm Fig. 340 durch drei Ebenen, das Fig. 341 durch vier, das Fig. 342 durch fünf Ebenen symmetrisch theilbar und regelmäßig, dagegen lässt sich Fig. 344 nur durch eine Ebene symmetrisch halbiren, und diese ist zugleich der Medianschnitt. Das Diagramm Fig. 346 lässt sich durch den Medianschnitt in zwei symmetrische Hälften zerlegen, die von denen, welche der Lateralschnitt liefert, verschieden sind; das Diagramm ist zygomorph gleich denen in Fig. 343 *B*, *C* und in Fig. 344, diese aber sind einfach, jenes doppelt symmetrisch.



Fig. 351. Blüthe von Heracleum pubescens mit zygomorpher Corolle.

Die Symmetrie der fertilen entfalteten Blüthe hängt zwar gewöhnlich mit den Symmetrieverhältnissen des Diagramms (welches nur Zahl und Stellung der Theile repräsentirt) genetisch zusammen, wie z. B. aus Fig. 352 und 354, verglichen mit Fig. 344 *A*, einleuchtet; insofern aber die Gesammtform der fertilen Blüthe wesentlich von den Umrissen, Dimensionen, Drehungen, Biegungen und Krümmungen der einzelnen Blüthentheile bestimmt wird, üben diese Momente auch auf die Symmetrieverhältnisse der entfalteten Blüthe vorwiegend Einfluss, und zwar in dem Grade, dass selbst Blüthen mit spiralig gestellten Blattgebilden bezüglich ihrer Gesammtform monosymmetrisch zygomorph werden können, wie dies z. B. bei Aconitum und Delphinium in hohem Grade der Fall ist; es ist jedoch zu beachten, dass hier die zygomorphe Gesammtform vorwiegend oder ausschließlich durch Kelch und Blumenkrone vermittelt wird, deren spiralige Anordnung vielleicht noch in Zweifel gezogen werden könnte, die aber jedenfalls auf einer so schmalen Zone des Blüthenbodens eingefügt sind, dass ihre Stellung einer cyklischen (vertilicirten) gleich geachtet werden kann. Ist dagegen die Blüthenaxe hinreichend verlängert, um die spiralige Anordnung als eine deutlich schraubig aufsteigende hervortreten zu lassen, wie im Perianth und Androeceum der Nymphaeaceen, im Androeceum und Gynaeceum der Magnolien, da scheint auch die spätere Ausbildung der Organe keine zygomorphe oder überhaupt irgend eine wirklich symmetrische Gesammtform zu ergeben.

Dagegen tritt die zygomorphe und monosymmetrische Gesammtform sehr häufig bei den Blüthen auf, deren Theile in Quirle geordnet sind. Sehr entschiedener Zygomorphismus ist nicht selten mit theilweisem oder völligem Abortus gewisser Glieder verbunden wie bei Columnea (Fig. 352) und anderen Gesneraceen, wo das hintere Staub-

blatt sich in ein kleines Nektarium umwandelt, während es bei den Labiaten vollständig fehlt; noch viel weiter geht dies bei den Orchideen, wo von den sechs typischen Staubblättern nur das mediane vordere äußere, oder zwei seitlich vordere innere zur Entwicklung kommen. Zuweilen wird die spätere monosymmetrische Gesammtform schon bei der ersten Anlage der Blüthentheile in der Entstehungsfolge derselben gewissermaßen vorbereitet, insofern diese nicht gleichzeitig in einem Quirl und nicht nach einer bestimmten Divergenz im Kreise fortschreiten, sondern so angelegt werden, dass

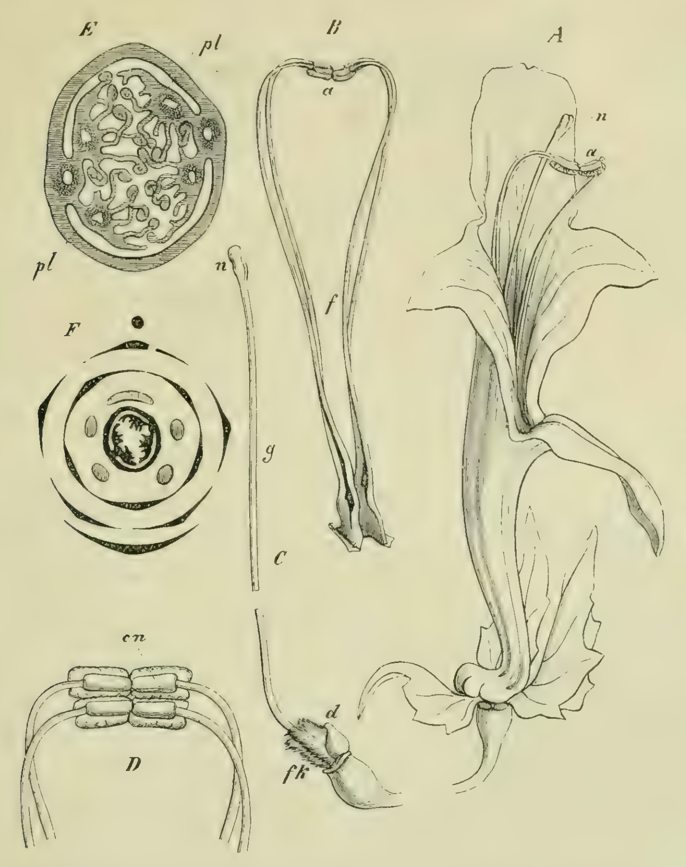


Fig. 352. Zygomorphe Blüthe von Columnea Schiedeana (einer Gesneracee); *A* ganze Blüthe nach Wegnahme zweier Kelchblätter; *B* das Androeceum; *C* das Gynaeceum; *D* die verklebten Antheren vergrößert und von hinten gesehen; *E* Querschnitt des Fruchtknotens; *F* das Diagramm. — *a* Antheren, *n* Narbe, *g* Griffel, *fk* Fruchtknoten, *d* das Staminodium als Nektarium ausgebildet; *pl* die seitlich schiefen Placenten.

die Entwicklung mit einem vorderen oder einem hinteren Gliede beginnt und dann gleichzeitig rechts und links von der Mediane nach der entgegengesetzten Seite des Kreises fortschreitet, wie oben für die Papilionaceen einerseits, die Resedaceen andererseits bereits hervorgehoben wurde.

Bei den zygomorphen Blüthen der Fumariaceen ist das Diagramm (Fig. 345), wie schon hervorgehoben wurde, durch zwei Ebenen in verschiedener Weise symmetrisch theilbar: Vorder- und Hinterhälfte unter sich symmetrisch gleich, sind verschieden von rechter und linker Hälfte, die ebenfalls unter sich symmetrisch gleich sind; dem ent-

sprechend verhält sich auch die Gesammtform der fertigen Blüthe bei Dicentra; bei Fumaria und Corydalis dagegen wird die rechte Seite von der linken abweichend ausgebildet, die eine erzeugt einen Sporn, die andere nicht, während Vorder- und Hinterseite symmetrisch bleiben; in diesem Falle fällt also die Symmetrieebene mit dem Transversalschnitt zusammen; bei den zygomorphen Blüthen mancher Solaneen schneiden sich Symmetrieebene und Mediane unter einem spitzen Winkel[1], die bei Weitem größte

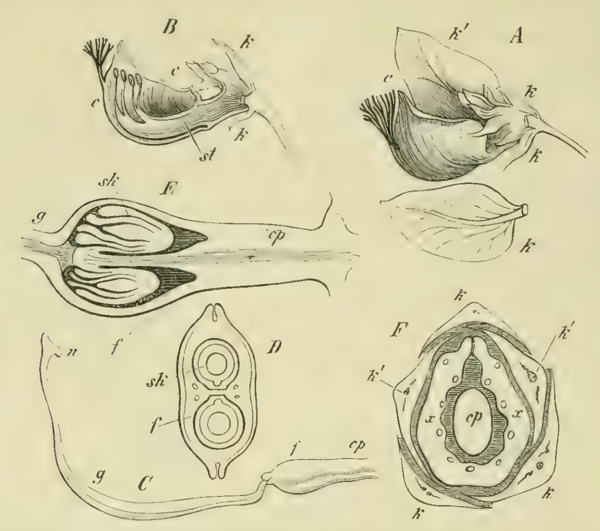


Fig. 353. Zygomorphe Blüthe von Polygala grandiflora: *A* ganze Blüthe von der Seite gesehen nach Wegnahme eines Kelchblattes *k*; *B* symmetrisch getheilte Blüthe ohne das Gynaeceum; *C* das vergr. Gynaeceum; *D* Querschnitt des Fruchtknotens; *E* medianer Längsschnitt desselben; *F* Querschnitt der Blüthe. — *k* Kelch, *c* Corolle, *st* Staubfadenröhre; *cp* Gynophorum; *f* der Fruchtknoten; *g* Griffel, *n* Narbe; *sk* Samenknospen; *xx* die aus den verwachsenen Corollen- und Staubblättern gebildete Röhre.

Zahl der zygomorphen, monosymmetrischen Blüthen aber ist so ausgebildet, dass die Medianebene zugleich den symmetrisch theilenden Längsschnitt darstellt, so z. B. bei den Labiaten, Papilionaceen, Orchideen, Scitamineen, Delphinium, Aconitum, Lobeliaceen, Compositen u. a.[2] — Die zygomorphe Ausbildung findet sich vorwiegend bei den seitlichen Blüthen ährenförmiger und traubiger oder rispiger Blüthenstände, sie tritt aber auch in cymösen Inflorescenzen auf, wo alle Blüthen Endblüthen sind (Labiaten); es scheint, als ob die kräftige Entwicklung einer Hauptspindel des gesammten Blüthenstandes, gleichgiltig, ob die letzten Auszweigungen cymöse Partialinflorescenzen liefern oder nicht, oft entscheidend wäre für die zygomorphe Bildung der Blüthen, wie die Labiaten, Aesculus und Scitamineen zeigen.

9) Die Frucht der Angiospermen ist der in Folge der Befruchtung herangewachsene und physiologisch veränderte, die reifen Samen enthaltende Fruchtknoten. Oft fallen die Griffel und Narben ab (Cucurbita, Gräser u. v. a.) nicht selten gehen von den Samenknospen einzelne zu Grunde, die Zahl der Samen ist also geringer als die der Samenknospen; wenn sämmtliche Samenknospen eines oder mehrerer Fächer eines mehrfacherigen Fruchtknotens bei der Reife verschwinden, so wächst nur das fertile Fach weiter, die anderen werden theilweise oder ganz verdrängt und mehr oder minder

1) Solche Blüthen heißen schräg zygomorphe, die Ausdrücke median- und transversalzygomorph verstehen sich von selbst.

2) Man hat bei derartigen Beobachtungen auf Drehungen, wie am Fruchtknoten der Orchideen, am Blüthenstiel der Fumariaceen u. s. w., zu achten.

unkenntlich, der mehrfächerige Fruchtknoten liefert also eine einfächerige, oft nur einsamige Frucht: so entsteht aus dem dreifächerigen, zwei Samenknospen in jedem Fach enthaltenden Fruchtknoten von Quercus eine einsamige, einfächerige Frucht, die Eichel; weniger vollständig ist die Verdrängung von zwei bis vier Fächern sammt ihren Samenknospen bei dem drei- bis fünffächerigen Fruchtknoten der Linde, deren Frucht meist einsamig ist.

Andrerseits erleiden auch Theile, die nicht zum Gynaeceum oder selbst nicht einmal zur Blüthe gehören, in Folge der Befruchtung Veränderungen; das ganze so entstandene Gebilde kann als eine Scheinfrucht bezeichnet werden, die also zusammengesetzt ist aus einer Frucht oder einer Mehrheit ächter Früchte und den eigenthümlich ausgebildeten Theilen der Umgebung; so ist z. B. die Erdbeere eine Scheinfrucht, bei welcher der die ächten, kleinen Früchte tragende Axentheil der Blüthe fleischig (pulpös) angeschwollen ist, während bei der Hagebutte (Rosenfrucht) der urnenförmig ausgehöhlte Blüthenstiel (das Receptaculum) die reifen Einzelfrüchte als rothe oder gelbe saftige Hülle umgiebt; in demselben Sinne ist auch der Apfel eine Scheinfrucht; die Maulbeere entsteht aus einer ganzen Blüthenähre, indem die Perigonblätter jeder einzelnen Blüthe fleischig anschwellen und die kleine trockene Frucht umgeben; bei der Feige ist es der ausgehöhlte, auf der Innenseite mit Früchten besetzte Stiel der ganzen Inflorescenz, der die Scheinfrucht darstellt



Fig. 354. Die zygomorphe Blüthe von Orchis maculata: *A* Knospe, median symmetrisch getheilt; *B* Querschnitt der Knospe; *C* Querschnitt des Fruchtknotens; *D* ganze Blüthe, völlig entwickelt, nach Wegnahme eines seitlichen Perigonblattes. — *x* die Mutteraxe der Blüthe, *b* Deckblatt, *s* äußere, *p* innere Perigonblätter, deren hinteres zum Labellum *l* wird, *a* die einzige Anthere, *st* Staminodien, *gs* Gynostemium, *pl* Pollinarium, *h* dessen Klebscheibe, *sp* Sporn des Labellum, *f* der unterständige in *D* gedrehte Fruchtknoten.

Geht man von der Definition, dass jeder reife Fruchtknoten eine Frucht darstellt, aus, so können aus einer Blüthe mehrere Früchte entstehen, wenn nämlich in der Blüthe mehrere oder viele monomere Fruchtknoten vorhanden sind, oder was dasselbe bedeutet, wenn die Blüthe eine polycarpische ist; man hat das reif gewordene Gynaeceum in diesem Fall als fructus multiplex bezeichnet, viel besser wäre der Ausdruck Syncarpium; so bilden z. B. die kleinen Früchte einer Blüthe von Ranunculus oder Clematis, die größeren in einer Blüthe von Paeonia oder Helleborus zusammen ein Syncarpium; auch die Brombeere ist ein solches, gebildet von zahlreichen pflaumenähnlichen Früchten einer Blüthe; ebenso umschließt das pulpöse Receptaculum der Hagebutte ein Syncarpium, dessen Einzelfrüchte hier aber trocken, nicht pulpös sind. Das Syncarpium ist nicht zu verwechseln mit dem zu einer Scheinfrucht umgebildeten Blüthenstand, wie ihn die bereits genannte Maulbeere und Feige, ebenso die Ananas und die Scheinfrucht von Benthamia fragifera darstellen.

Der einzige mehrfächerige Fruchtknoten einer Blüthe kann sich so umgestalten, dass aus ihm zwei oder mehr samenhaltige Theile hervorgehen, deren jeder scheinbar eine gesonderte Frucht darstellt und als Mericarpium oder Theilfrucht zu bezeichnen ist; es kann diese Sonderung schon frühzeitig bei beginnender Fruchtbildung eintreten, wie bei Tropaeolum, wo jedes Fach, einen Samen umschließend, sich abrundet und von den anderen endlich als eine geschlossene Theilfrucht sich trennt, und bei den Borragineen und Labiaten, wo jedes der beiden Carpelle zwei einsamige Auswölbungen erzeugt, die sich endlich als vier gesonderte, den Griffel umstehende Theilfrüchte (hier Clausen genannt) trennen. Oder die Sonderung findet erst durch Spaltung und Zerreißung gewisser Gewebeplatten der Frucht bei voller Reife statt, wie bei den Umbelliferen und Acer, wo die Frucht durch Längstheilung der Scheidewand in zwei einsamige Hälften (Mericarpien) zerfällt; die fünffächerige Frucht von Geranium spaltet sich in fünf einsamige Theilfrüchte.

Die ächten einzelnen Früchte sind nun im Allgemeinen einfächerig oder mehrfächerig, je nachdem es der Fruchtknoten war; der einfächerige Fruchtknoten kann aber durch falsche Scheidewände (d. h. solche, die nicht als eingeschlagene Ränder der Carpelle zu betrachten sind) eine mehrfächerige Frucht liefern, deren Fächer entweder über oder neben einander liegen (z. B. die Gliederhülsen mancher Leguminosen und von Cassia fistula mit über einander liegenden, die zweifächerige Hülse von Astragalus mit zwei neben einander liegenden falschen Fächern); der mehrfächerige Fruchtknoten dagegen kann durch Verengerung eines oder mehrerer Fächer eine einfächerige Frucht ergeben, wie bei der Eiche und Linde; die Eintheilung der Früchte in monomere und polymere lässt sich daher nicht wie bei den Fruchtknoten durchführen; diese Ausdrücke würden hier einen andern Sinn annehmen.

Die Wandung des Fruchtknotens wird später zur Fruchtwand, Pericarpium; wird dieses hinreichend dick, so lässt es meist zwei bis drei Schichten von verschieden ausgebildetem Gewebe erkennen: die äußere (oft nur die Epidermis) heißt dann das Epicarp, die innere Endocarp; liegt zwischen beiden noch eine dritte, so wird diese als Mesocarp, und im Falle sie fleischig (pulpös) ist, als Sarcocarp bezeichnet.

Je nachdem das Pericarp im reifen Zustand fleischige, saftige Schichten besitzt oder nicht, je nachdem die reife Frucht sich öffnet, um die von den Placenten sich ablösenden Samen zu entlassen, oder nicht, kann man, an die hergebrachte Nomenclatur anknüpfend, zwei Hauptformen mit je zwei Unterformen von ächten Früchten unterscheiden, nämlich:

A. Trockene Früchte: Das Pericarp ist holzig oder lederartig zäh, der Zellsaft verschwindet aus allen Zellen desselben.

1) Trockene Schließfrüchte: das Pericarp springt nicht auf, es umhüllt den Samen bis zur Keimung, die Samenschale ist dünn und hautartig, wenig ausgebildet.

a) Einsamige trockene Schließfrüchte:

Die Nuss: das trockene Pericarp ist dick und hart, es besteht aus verholztem sklerenchymatischen Gewebe; z. B. die Haselnuss.

Caryopse oder Achaene: das trockene Pericarp ist dünn, lederartig zäh, dem Samen dicht anliegend, von der Samenschale trennbar oder nicht. Frucht der Gräser, Compositen, ächte Castanie.

b) Zwei- oder mehrfächerige trockene Schließfrüchte; sie zerfallen meist in Mericarpien, deres jedes einer Nuss oder einem Achaenium gleicht (Umbelliferen, Geraniaceen; bei Acer ist das Mericarpium geflügelt und wird Samara genannt).

2) Trockene Springfrüchte, Kapseln: das Pericarp zerreißt oder zerspringt bei vollständiger Reife und entlässt die Samen, die hier selbst mit einer kräftigen,

ausgebildeten, meist harten oder zähen Schale bekleidet sind; gewöhnlich mehrsamige Früchte.

a) Kapseln mit longitudinaler Dehiscenz.

Die Balgfrucht (folliculus) besteht aus einem Carpell, welches längs der verwachsenen, Samen tragenden Ränder (Sutur, Naht) aufspringt, wie bei Paeonia, Illicium anisatum; bei Asclepias löst sich auch die dicke Placenta ab.

Die Hülse (legumen) besteht ebenfalls aus einem Carpell, das aber nicht nur an der Sutur, sondern auch längs seiner Rückenlinie aufspringt und sich somit in zwei Längshälften spaltet (Phaseolus, Pisum).

Die Schote (siliqua) besteht aus zwei Carpellen, die mit einer Längsscheidewand eine zweifächerige Frucht bilden; die beiden Längshälften des Pericarps lösen sich von der stehen bleibenden Scheidewand ab (Brassica, Matthiola, Thlaspi und andere Cruciferen).

Die Kapsel (capsula) im engeren Sinne entsteht aus einem einfächerigen polymeren oder einem mehrfächerigen Fruchtknoten und zerspaltet sich der Länge nach in zwei oder mehr Klappen (valvae), die entweder vom Scheitel her nur zum Theil nach abwärts sich trennen (wie bei Cerastium) oder bis zur Basis aus einander weichen. Erfolgen die Längsrisse so, dass die Scheidewände selbst gespalten werden, so ist es eine Kapsel mit septicider Dehiscenz (Colchicum); erfolgt die Spaltung dagen in der Mitte zwischen je zwei Scheidewänden, so ist dies loculicide Dehiscenz (Tulipa, Hibiscus); in diesem Fall kann je eine ganze Scheidewand an der Mitte einer Klappe sitzen; bleibt dagegen ein Theil jeder Scheidewand oder bleiben die ganzen Scheidewände an einer mittelständigen (im letzten Fall geflügelten) Säule vereinigt, von der sich die Klappen ablösen, so nennt man den Vorgang die septifrage Dehiscenz (Rhododendron). — Ist die Kapsel aus einem einfächerigen polymeren Fruchtknoten entstanden, so kann die Trennung der Klappe in den Suturen erfolgen (entsprechend der der septiciden Dehiscenz), wie bei Gentiana, oder in der Mitte zwischen diesen (der loculiciden Dehiscenz entsprechend), wie bei Viola.

b) Kapseln mit transversaler Dehiscenz.

Die Capsula circumscissa oder das Pyxidium öffnet sich durch Abtrennung eines oberen Theils des Pericarps, der wie ein Deckel abfällt, während der untere wie eine Urne auf dem Blüthenstiel stehen bleibt (Plantago, Hyoscyamus, Anagallis).

c) Als Porenkapseln kann man solche Kapseln bezeichnen, bei denen durch Ablösung kleiner Lappen an bestimmten Stellen des Pericarps Öffnungen von geringem Umfang entstehen, aus denen die kleinen Samen durch den Wind herausgeschüttelt werden; so bei Papaver, Antirrhinum.

B. Saftige Früchte. Das Gewebe des Pericarps oder gewisse Schichten desselben bleiben bis zur Reifezeit saftig oder nehmen eine pulpöse, mußartige Beschaffenheit an.

3) Saftige Schließfrüchte: das saftige Pericarp springt nicht auf, die Samen werden nicht entlassen.

Die Pflaume (Steinfrucht, drupa): innerhalb eines dünnen Epicarps liegt ein meist dickes Mesocarp von pulpöser Beschaffenheit; das Endocarp bildet eine harte dicke Schicht (den Stein), welche gewöhnlich nur einen weichschaligen Samen umschließt (Pflaume, Kirsche, Pfirsich).

Die Beere (bacca): innerhalb eines mehr oder minder zähen oder

harten Epicarps entwickelt sich das übrige Gewebe des Pericarps als saftige Pulpa, in welche die Samen, von fester oder selbst harter Schale umgeben, eingebettet liegen; die Beere unterscheidet sich von der Steinfrucht allgemein durch den Mangel eines harten Endocarps und ist gewöhnlich mehrsamig (Ribes, Kürbis, Granatapfel, Kartoffelbeere), zuweilen einsamig (Dattel). — Mit der Beere verwandt ist die Frucht der Citrusarten (das sog. Hesperidium), deren Pericarp aus einer zähen festen Außenschicht und einer markartigen Innenschicht besteht; aus der innersten Gewebeschicht der Wandung des mehrfächerigen Fruchtknotens entwickeln sich schon frühzeitig mehrzellige Protuberanzen, welche nach und nach als isolirte, aber dicht zusammengedrängte saftige Gewebelappen den Hohlraum der Fruchtfächer erfüllen und hier die Pulpa darstellen.

4) Saftige Springfrüchte: das zwar saftige aber nicht pulpöse Pericarp springt auf und entlässt die Samen, deren Schale meist kräftig ausgebildet ist.

Als saftige Kapseln könnte man solche Früchte bezeichnen, deren saftiges Pericarp sich klappig öffnet und die Samen entlässt, wie bei Aesculus, Balsamina.

Der Steinfrucht entspricht dagegen die Frucht von Juglans, deren äußere saftige Schicht abspringt, während ein steinhartes Endocarp den dünnschaligen Samen umgiebt. Mehr einer Beere ähnlich ist die Frucht von Nuphar, sie unterscheidet sich aber durch das Aufspringen der äußeren derberen Schicht des Pericarps, wodurch bei Nuphar advena eine innere Auskleidung jedes Fruchtfaches frei wird, welche die Samen zunächst noch als ein auf dem Wasser herumschwimmender Sack enthält.

Die hier gegebene Aufzählung enthält übrigens nur die gewöhnlicheren Fruchtformen, viele andere passen nicht genau in eine der aufgestellten Kategorien und führen auch keinen besonderen Namen.

10) Der reife Same hängt bezüglich seiner äußeren Beschaffenheit von der Ausbildung des Pericarps ab; die Samenschale wird im Allgemeinen um so dicker, härter und fester, je weicher die Fruchtwand ist, besonders aber dann, wenn diese aufspringt und die Samen ausgestreut werden; ist die Fruchtwand dagegen zähe, holzig, umschließt sie den Samen bis zur Keimung (Caryopsen, Nüsse, Steinfrüchte, Mericarpien), so bleibt die Samenschale dünn und weich, ebenso wenn ein reichlich entwickeltes Endosperm sehr hart wird und den kleinen Embryo umschließt (Dattel, Phytelephas u. a.). — Die Schale ausfallender Samen ist gewöhnlich mit einer deutlich differenzirten Epidermis bekleidet, von deren Configuration es abhängt, ob der Same glatt erscheint (Bohne, Erbse), oder verschiedene Skulpturen: Grübchen, Warzen, Leisten u. dgl. erkennen lässt (Datura, Hyoscyamus, Papaver, Nigella); nicht selten wachsen die Epidermiszellen zu Haaren aus, die Baumwolle besteht z. B. aus den langen Wollhaaren, welche die Samen von Gossypium bekleiden; in manchen Fällen entwickelt sich nur ein pinselförmiger Büschel langer Haare, wie bei Asclepias syriaca. Die Epidermiszellen mancher Samen (Plantago psyllium, arenaria, Cynops, Linum usitatissimum, Cydonia vulgaris) enthalten verschleimte Zellhautschichten, welche mit Wasser stark aufquellend heraustreten und den befeuchteten Samen in eine Schleimschicht einhüllen. Pericarpien, die sich nicht öffnen und kleine Samen umschließen, nehmen nicht selten die Beschaffenheit an, die sonst der Schale ausfallender Samen zukommt, es ist dies besonders bei Achaenen und Caryopsen der Fall, die daher vom populären Sprachgebrauch auch als Samen bezeichnet werden; die Haarkronen, welche bei manchen ausfallenden Samen als Flugapparate für die Aussaat dienen, entwickeln sich bei manchen Caryopsen als Anhängsel des Pericarps (Pappus der Compositen, der eigentlich den oberständigen Kelch vertritt); die demselben Zweck

entsprechenden Flügel, in welche die Schale mancher ausfallender Samen auswächst (sehr schön z. B. bei den Bignonien), kehren bei nicht ausfallenden am Pericarp wieder, wie bei Acer; die schleimbildende Epidermis der oben genannten ausfallenden Samen kehrt an der Epidermis der Mericarpien von Salvia und anderen Labiaten wieder u. s. w. Diese und zahlreiche andere Verhältnisse beweisen, dass es bei der Ausbildung der Pericarpien sowohl wie der Samenschalen wesentlich nur darauf ankommt, Mittel zu schaffen, durch welche die Aussaat der Samen in mannigfaltigster Weise bewerkstelligt werden kann, wobei morphologisch ganz verschiedene Gebilde die gleiche, morphologisch gleichartige die verschiedenste physiologische Ausbildung gewinnen.

Zur Ergänzung der Nomenclatur ist schließlich noch zu bemerken, dass man die am ausgefallenen Samen meist leicht kenntliche Stelle, wo er sich vom Funiculus abgelöst hat, als Nabel (hilus, umbilicus) bezeichnet. Häufig ist auch die Mikropyle noch kenntlich, sie liegt bei anatropen und campylotropen Samen dicht neben dem Hilus (Corydalis Faba, Phaseolus) gewöhnlich als eine in der Mitte vertiefte Warze. Finden sich am Samen Auswüchse, wie bei Chelidonium majus, Asarum, Viola u. a. längs der Raphe, oder als Wulst die Mikropyle bedeckend, wie bei den Euphorbien, so werden diese crista, strophiola, caruncula genannt. Der Arillus, der als fleischiger saftiger Mantel die Basis des reifen Samens oder diesen ganz umhüllt und von der festen, eigentlichen Samenschale sich leicht ablöst, wurde oben schon mehrfach erwähnt.

A. Monocotyledonen.

1) Der Samen enthält gewöhnlich ein stark entwickeltes Endosperm und einen verhältnissmäßig kleinen Embryo, was besonders bei den großen Samen Cocos, Phoenix, Phytelephas, Crinum u. a. auffallend hervortritt; bei den Najadeen, Juncagineen, Alismaceen wird das Endosperm schon resorbirt, ehe es zur Gewebebildung im Embryosack gelangt, bei den Orchideen fehlt es schon der Anlage nach, und bei den Scitamineen, wo es ebenfalls fehlt, ist es durch reichliches Perisperm ersetzt.

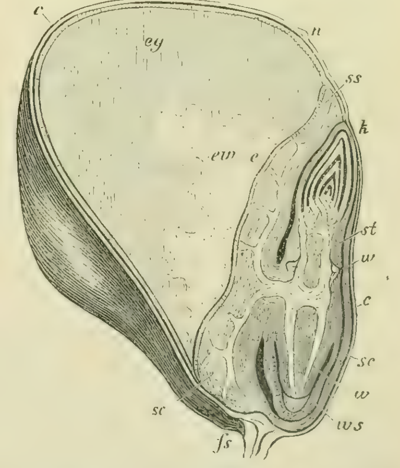


Fig. 355. Längsschnitt der Frucht von Zea Mais ungef. 6mal vergr. *c* Fruchtschale, *n* Ansatz der Narbe, *fs* Basis der Frucht, *g* gelblicher, fester Theil des Endosperms, *ew* weißer, lockerer Theil desselben. — *sc* Scutellum des Keimes, *ss* Spitze desselben, *e* dessen Epithel, *k* Keimknospe, *w* (unten) die Hauptwurzel, *ws* deren Wurzelscheide, *w* (oben) Nebenwurzeln aus dem ersten Internodium des Keimstengels entspringend.

2) Der Embryo ist meist gerade cylindrisch, zapfenförmig, zuweilen beträchtlich verlängert und dann auch spiralig gekrümmt (Potamogeton, Zanichellia); nicht selten ist er conisch oder umgekehrt conisch, durch beträchtliche Verdickung des Cotyledons am oberen Ende. Die Axe des Embryo ist gewöhnlich sehr kurz und im Verhältniss zum Cotyledonarblatt klein, bei den Helobien bildet dagegen der Axenkörper die Hauptmasse

(embryo makropus). Am Hinterende der Axe sitzt die Anlage der Hauptwurzel, neben welcher bei den Gräsern noch zwei oder mehr seitliche Wurzeln angelegt sind, welche gleich der mittleren von einem Beutel umschlossen werden (Fig. 355); der Embryo der Gräser ist außerdem durch das Scutellum ausgezeichnet, einen Auswuchs der Axe unterhalb des Cotyledonarblatts, welches den ganzen Keim mantelartig umhüllt und auf der Rückseite, wo es dem Endosperm anliegt, eine schildförmige dicke Platte bildet. Bei den Orchideen, Apostasieen und Burmanniaceen ist der Embryo im reifen Samen noch ungegliedert, ein rundlicher Gewebekörper, an welchem erst bei der Keimung die Knospe sich bildet [1]).

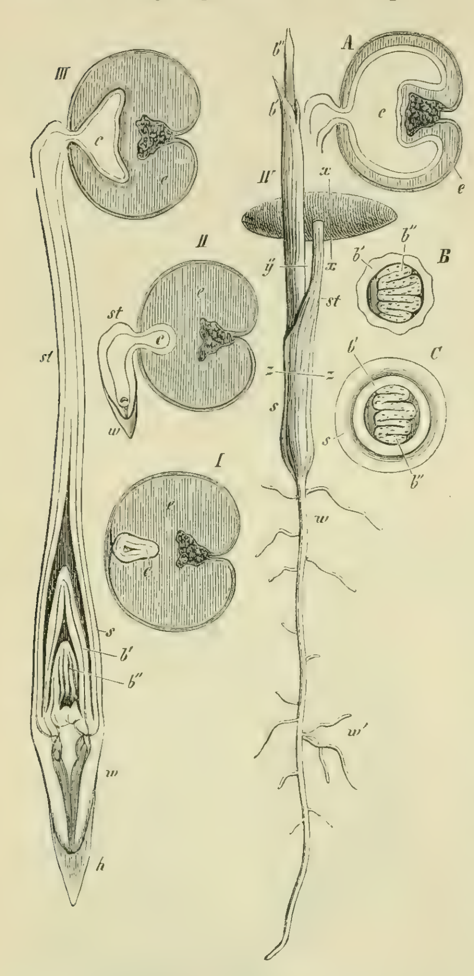


Fig. 356. Keimung von Phoenix dactylifera; *I* Querschnitt des ruhenden Samens; *II, III, IV* Keimungszustände, *IV* in natürlicher Größe, *A* Querschnitt des Samens von *IV* bei *xx*, *B* Querschnitt von *IV* bei *xy*, *C* ebenso bei *zz*. *e* das hornige Endosperm; *s* Scheide des Cotyledonarblattes, *st* dessen Stiel, *c* Gipfeltheil desselben als Saugorgan entwickelt, welches nach und nach das Endosperm aufsaugt und dessen Raum endlich einnimmt; *w* die Hauptwurzel, *w'* Nebenwurzeln; *b'*, *b''* die auf das Cotyledonarblatt folgenden Blätter, *b''* wird erstes Laubblatt, bei *B* und *C* dessen gefaltete Lamina im Querschnitt.

3) Die Keimung [2]) beginnt entweder sofort mit Verlängerung der Wurzeln, durch deren Austritt bei den Gräsern der sie umschließende Beutel zerrissen wird und als Wurzelscheide (coleorrhiza) mit der Keimaxe in Verbindung bleibt oder, was der gewöhnlichere Fall ist, die untere Partie des Cotyledonarblattes streckt sich und schiebt das Wurzelende sammt der von der Cotyledonarscheide umhüllten Keimknospe aus dem Samen hinaus (Fig. 356), während seine obere Partie als Saugorgan im Endosperm stecken bleibt, bis dieses aufgesogen ist; bei den Gräsern tritt jedoch die ganze Knospe aus dem Samen, in welchem nur das Scutellum zurückbleibt, um die Endospermstoffe dem Keim zuzuführen.

---

1) Eine Hauptwurzel, wie bei andern Embryonen, wird von den Orchideen auch bei der Keimung nicht entwickelt.

2) Vgl. Sachs, Bot. Zeit. 1862 u. 1863.

Die Hauptwurzel der Monocotylen, auch wenn sie sich während der Keimung kräftig entwickelt, wie bei den Palmen, Liliaceen, Zea u. a., hört bald zu wachsen auf; dafür treten Seitenwurzeln auf, welche aus der Axe entspringen und um so stärker sind, je höher sie in dieser sich bilden. Ein aus der Hauptwurzel sich entwickelndes dauerndes Wurzelsystem, wie es

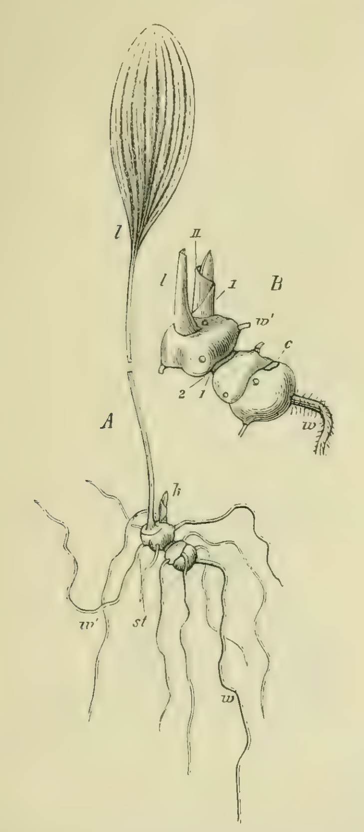


Fig. 357. Keimpflanze von Polygonatum multiflorum im 2. Jahr; *B* der Stamm derselben vergrößert. — *w* die Hauptwurzel, unverzweigt; *w'* aus dem Stamm *st* entspringende Seitenwurzeln; *l* das Laubblatt des 2. Jahres, *k* die Knospe; *c* die Insertionsnarbe des Cotyledonarblattes, 1 und 2 die Insertionen der beiden ersten Scheidenblätter, welche dem Laubblatt *l* vorausgehen; *I*, *II* die darauf folgenden Scheidenblätter (Niederblätter) der Knospe bei *B*.

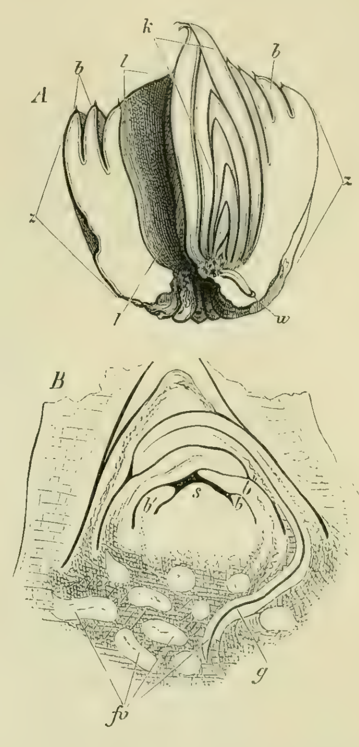


Fig. 358. Zwiebeln von Fritillaria imperialis im November; *A* Längsschnitt der ganzen Zwiebel verkleinert; *zz* die verwachsenen unteren Partien der Zwiebelschalen, *b b* deren freie obere Theile, dieselben umschließen einen Hohlraum *l*, der den abgefaulten Blüthenstengel enthielt; in der Axel des innersten Zwiebelblattes ist die Ersatzknospe *k* fürs nächste Jahr entstanden; ihre ersten Blätter werden die neue Zwiebel bilden, während sich ihr Stamm als Blüthenstengel entwickelt; aus der Axe dieser Knospe entspringt die Wurzel *w*. — *B* Längsschnitt der Scheitelregion der Ersatzknospe, *s* Stammscheitel, *b*, *b'*, *b''* jüngste Blätter.

die Gymnospermen und viele Dicotylen haben, fehlt den Monocotylen; zuweilen kommt es überhaupt zu keiner Wurzelbildung, so z. B. bei manchen chlorophyllfreien Humusbewohnern unter den Orchideen (Epipogum, Corallorrhiza), die beständig wurzellos bleiben.

Die Knospe des Embryo wird von einem einzigen, ersten, scheidenförmigen Blattgebilde, dem Cotyledon, meist vollständig umschlossen, wel-

ches sich entweder zu einem scheidenförmigen Niederblatt oder sofort zum ersten grünen Laubblatt der jungen Pflanze (Allium) entwickelt. Gewöhnlich ist innerhalb des Cotyledons noch ein zweites, zuweilen (Gräser) noch ein drittes und viertes Blatt vorhanden, die bei der Keimung aus der Cotyledonarscheide sich hervorschieben, indem sie an ihrer Basis intercalar fortwachsen; diese und die neu hinzukommenden Blätter werden um so größer, je später sie an der erstarkenden Axe auftreten. Diese bleibt während der Keimung meist sehr kurz, ohne deutlich erkennbare Internodien zu bilden (Allium, Palmen u. a.), oder sie streckt sich stärker und gliedert sich in deutliche Internodien (Zea und andere Gräser).

4) Die Erstarkung der Pflanze kann unter kräftigem Wachsthum der Keimaxe selbst fortschreiten, so dass diese schließlich den Hauptstamm der erwachsenen und geschlechtsreifen Pflanze darstellt, so z. B. bei den meisten Palmen, Aloëen, Zea u. s. w.; bleibt diese erstarkende Keimaxe

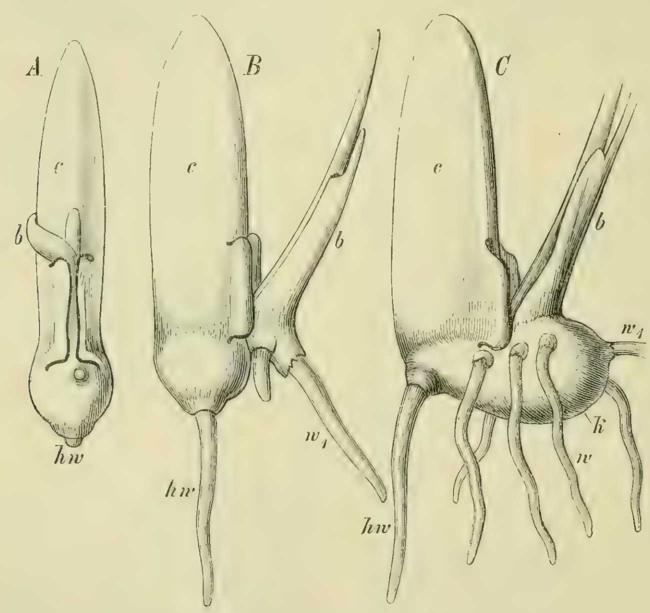


Fig. 359. Keimung von Aponogeton distachyum (nach DUTAILLY). *hw* Hauptwurzel, *c* Cotyledon, *b* erstes Blatt, w_1 erste Nebenwurzel, sie entspringt aus dem Stamme selbst, der sich bald knollig verdickt (*k*) und weitere Nebenwurzeln (w_1, w) entwickelt; links das jüngste, rechts das älteste Stadium.

sehr kurz, so kann sie beträchtlich in die Dicke wachsen und eine Knolle (Fig. 359), oder wenn die Blattbasen sich verdicken (Allium Cepa), einen Zwiebelkuchen bilden. Wenn die Keimaxe selbst zum Hauptstamm erstarkt, mag sie aufrecht oder als Rhizom kriechend sich ausbilden, so nimmt sie zunächst die Form eines umgekehrten Kegels an, der je nach der Länge der Internodien gestreckt oder niedrig ist; es beruht diese Eigenschaft, welche die Monocotylen mit den Farnen gemein haben, auf dem Mangel

des nachträglichen Dickenwachsthums; die zuerst gebildeten Stammglieder behalten ihren Umfang, während jedes folgende umfangreicher wird; die Stammquerschnitte sind also um so dicker, je näher sie dem Scheitel liegen; so lange dies fortgeht, ist der Stamm in der Erstarkung begriffen: eher oder später kommt aber eine Zeit, wo jedes Stammglied dieselbe Dicke an-

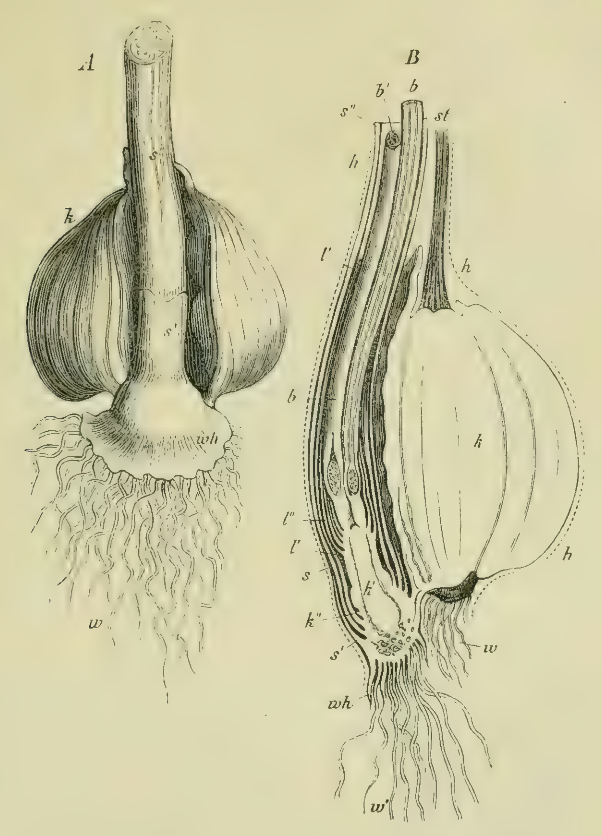


Fig. 360. Colchicum autumnale, die unterirdischen Theile einer blühenden Pflanze: *A* von vorn und außen gesehen: *k* die Knolle, s' und s'' Niederblätter, welche den Blüthenstengel umhüllen, *wh* dessen Basis aus welcher die Wurzeln *w* hervortreten. *B* Längsschnitt des vorigen (Ebene des Schnittes senkrecht auf dem Papier): *h h* eine braune Haut, welche alle unterirdischen Theile der Pflanze umhüllt; *st* der vorjährige Blüthen- und Laubstengel, er ist abgestorben und nur seine zur Knolle *k* angeschwollene Basalportion noch als Reservestoffbehälter für die neue, jetzt eben blühende Pflanze vorhanden; die letztere ist ein Seitenspross aus der Basis der Knolle *k*, sie besteht aus der Axe, aus deren Basis die Wurzeln *w'* kommen und deren mittleres Stück *k'* im nächsten Jahr zur Knolle anschwillt, während die alte Knolle *k* schwindet; die Axe trägt die Scheidenblätter *s*, *s'*, *s''*, die Laubblätter *l'*, *l''*; in den Axeln der obersten Laubblätter stehen die Blüthen *b*, *b'*, zwischen denen die Axe selbst frei endigt. Die Laubblätter sind zur Blüthezeit noch klein, sie treten im nächsten Frühjahr sammt den Früchten über die Erde hervor, das Axenstück *k'* schwillt alsdann zur neuen Knolle auf, an welcher sich die Axelknospe *k''* zur neuen blühbaren Axe entwickelt, während die Scheide des untersten Laubblattes zu der umhüllenden braunen Haut sich umbildet.

nimmt wie die vorigen, dann wächst der Stamm cylindrisch, oder wenn er breit gedrückt ist (wie manche Rhizome), doch in gleichmäßiger Stärke fort; ähnlich verhalten sich auch die Seitensprosse, wenn sie tief unten am Hauptstamm entspringen (Aloë u. a.). — Nicht selten aber geht der aus

dem Keim entstandene primäre Spross bald zu Grunde, nachdem er Seitensprosse erzeugt hat, die sich kräftiger als er entwickeln, um dann auch ihrerseits die weitere Fortbildung auf neue Sprosse zu übertragen, die nun von Generation zu Generation dickere Axen, größere Blätter, stärkere Wurzeln erzeugen, bis endlich auch hier ein statischer Zustand eintritt, wo jede folgende Sprossgeneration gleich kräftige Sprosse erzeugt. Bleiben dabei die Axenstücke der Sprosse unterhalb der Ursprungsstellen ihrer Tochtersprosse erhalten, so entstehen Sympodien, wie z. B. bei Polygonatum multiflorum; oft geht dagegen jeder Spross, nachdem er einen Ersatzspross erzeugt hat, vollständig zu Grunde, so z. B. bei unseren einheimischen knollenbildenden Orchideen, bei der Kaiserkrone (Fig. 358) und der Herbstzeitlose (Fig. 360)[1].

5) Die normale Verzweigung der Monocotylen ist typisch monopodial und meist axillär: gewöhnlich entsteht in jeder Blattaxel eine Zweigknospe, die aber oft nicht zur Entfaltung gelangt, so dass die Zahl der

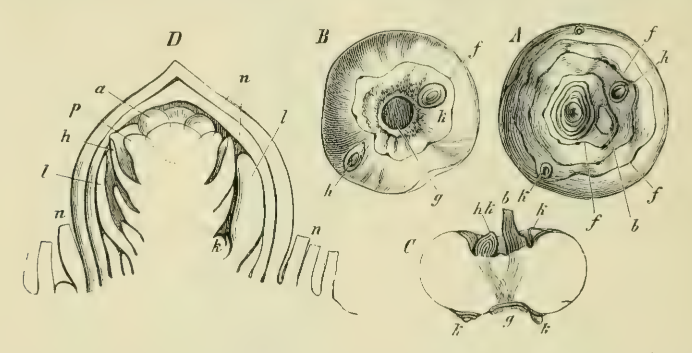


Fig. 361. Crocus vernus; *A* der knollenförmige Stamm von oben gesehen, *B* von unten, *C* von der Seite im Längsschnitt; man sieht die kreisförmig geschlossenen Insertionslinien der Niederblätter *fff*, und die zu diesen Blättern gehörigen Axillarknospen *kk*; *b* die Basis des abgestorbenen Laub- und Blüthenstengels, neben ihm *hk* (in *C*) die Ersatzknospe, aus der eine neue Knolle und ein neuer Blüthenstengel entsteht. — *D* Längsschnitt durch diese Ersatzknospe; *nn* deren Niederblätter, *l* Laubblätter, *h* Hochblatt, *p* Perigon, *a* die Antheren der Blüthe; *k* eine Knospe in der Axel eines Laubblattes.

sichtbaren Zweige oft viel kleiner ist als die der Blätter (Agaven, Aloë, Dracaenen, Palmen, viele Gräser u. a.). Zuweilen entstehen aber in einer Blattaxel mehrere Knospen und zwar, entsprechend der breiten Blattinsertion, neben einander, wie bei vielen Zwiebeln; bei Musa stehen sogar zahlreiche Blüthen neben einander in der Axel einer Braktee und bei Musa Ensete sogar zwei Reihen über einander. Bei den Spadicifloren fehlen die Brakteen häufig genug; die Blüthen stehen ohne Deckblatt an der Spindel der Infloreseenz, sie sind aber entschieden seitlichen Ursprungs; das Letztere gilt auch von der Verzweigung der Lemna, die überhaupt keine vege-

---

1) Ausführliche Darstellung dieser sehr mannigfaltigen Verhältnisse findet man bei Irmisch, Zur Morphologie der monocotylischen Knollen und Zwiebelgewächse, Berlin 1850 und: Biol. und Morphol. der Orchideen, Leipzig 1853.

tativen Blätter bildet; der Vegetationskörper besteht hier aus chlorophyllreichen scheibenförmigen oder dick anschwellenden Axenstücken, die seitlich aus einander hervorsprossen [1]) und nur durch zarte Stiele zusammenhängen oder sich bald trennen; die Verzweigungsebene fällt scheinbar mit der Wasseroberfläche, auf der sie schwimmen, zusammen; jeder Spross erzeugt nur einen oder nur ein Paar ursprünglich rücken- später seitenständiger Seitensprosse, die Verzweigung ist daher entschieden cymös, sympodial oder wie bei Lemna trisulca dichasial.

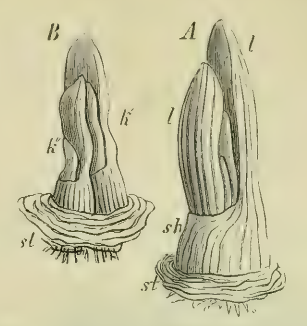


Fig. 362. Allium Cepa: Knospe im Inneren der Zwiebel, nach Wegnahme der Zwiebelschalen; *st* der breite kurze Stammtheil (Zwiebelkuchen), an dem die Zwiebelschalen inserirt sind; *A* zeigt bei *l* die Lamina, bei *sh* die noch kurze Scheide der Laubblätter; bei *B* sind die äußeren Blätter von *A* weggenommen, es kommt neben der Endknospe *k'* noch eine Axillarknospe *k''* zum Vorschein.

Außer der Sprossbildung durch Verzweigung der Axe kommen aber zuweilen auch Adventivsprosse auf Blättern vor, die als Brutknospen fungiren (so z. B. bei Hyacinthus Pouzolsii und manchen Orchideen an den Blatträndern nach Döll: Flora p. 348); besondere Erwähnung verdienen die großen und sehr regelmäßig auftretenden Brutknospen von Atherurus ternatus (einer Aroidee), welche an der Grenze von Blattscheide und Stiel und an der Basis der Lamina sich finden. Die kleinen Brutzwiebeln am oberirdischen Stengel von Lilium bulbiferum sind dagegen normale Axelsprosse, und wahrscheinlich gilt dasselbe von denen im Blüthenstand mancher Alliumarten. — Adventivknospen aus Wurzeln werden bei Epipactis mikrophylla von Hofmeister angegeben. Bei Neottia Nidus avis und Anthurium longifolium ist sogar die Umwandlung von Wurzelspitzen in Sprosse beobachtet worden.



Fig. 363. Ein Blatt von Allium Cepa, der Länge nach halbirt; *z* die verkickte Basis der Scheide, die später nach dem Absterben der oberen Blatttheile als Zwiebelschale zurückbleibt; *s* der häutige Theil der Scheide, *l* die hohle Lamina; *h* Höhlung, *i* Innenseite der Lamina; *x* die Ligula.

---

1) Die Sprosse entstehen auf der Ober-(Rücken-)Seite ihrer Tragaxe, werden aber frühzeitig schon durch eine Gewebewucherung der letzteren in eine Tasche eingeschlossen und in scheinbar seitliche Stellung gerückt.

6) Die Blätter der Monocotylen sind selten quirlständig (Laubblätter von Elodea, Hochblätter von Alisma); sehr häufig ist dagegen die zweireihig alternirende Anordnung (Gramineen, Irideen, Phormium, Clivia, Typha u. v. a.), die entweder den ganzen Spross sammt seinen Nebensprossen beherrscht oder nur anfangs auftritt, um später in spiralige Stellungsverhältnisse überzugehen, die sehr häufig zur Bildung allseitig ausstrahlender Rosetten führen (Aloë, Palmen, Agaven u. s. w.); viel seltener ist die $^1/_3$-Stellung, die bei manchen Aloëarten, Carex, Pandanus u. a. vorkommt; auch spiralige Anordnungen mit Divergenzen kleiner als $^1/_3$ finden sich zuweilen, so z. B. bei Musa (Musa rubra mit Laubblättern nach $^3/_7$, Brakteen nach $^4/_{11}$: Braun) und Costus (Laubblätter nach $^1/_4$—$^1/_5$) u. a. — Die Axelsprosse der Monocotylen beginnen gewöhnlich mit einem der Mutteraxe anliegenden, ihr den Rücken zukehrenden, meist zweikieligen Vorblatt; als ein solches ist z. B. auch die obere Spelze der Grasblüthe zu betrachten, die selbst ein Axelspross der unteren Spelze ist; bei zweizeilig alternirender Blattstellung der successiven Sprossgenerationen hat dieses Verhältniss zur Folge, dass ein ganzes Sprosssystem bilateral, durch eine die Blätter halbirende Ebene theilbar wird (Potamogeton, Typha u. a.). — Die Insertion der Nieder- und Laubblätter, häufig auch der Hochblätter (z. B. der so häufig vorkommenden Spatha) ist gewöhnlich ganz oder zum großen Theil stengelumfassend, der untere Theil des Blattes dem entsprechend scheidig, womit offenbar der Mangel der Stipulae, die bei den Dicotylen so häufig sind, zusammenhängt. Die Niederblätter (Hemmungsbildungen von Laubblattanlagen) und viele Hochblätter sind meist auf diesen Scheidentheil reducirt. Bei den Laubblättern geht der Scheidentheil meist unmittelbar in die grüne Lamina über; bei den Scitamineen, Palmen, Aroideen u. a. entwickelt sich jedoch zwischen Lamina und Scheide ein verhältnissmäßig dünner, langer Stiel. Wenn der Blattstiel fehlt und die Lamina von der Scheide scharf absetzt, so ist nicht selten an der Grenze beider eine Ligula vorhanden, wie bei den Gramineen und Allium Fig. 363.

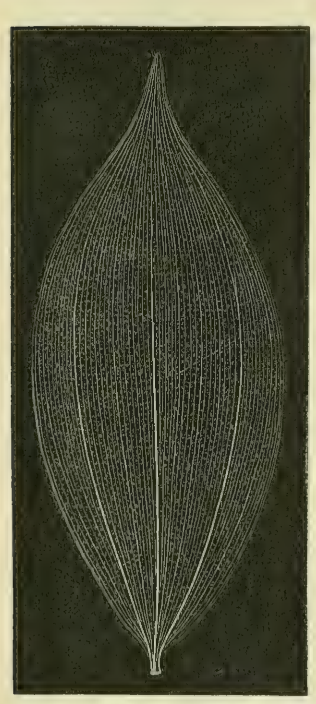


Fig. 364. Blatt von Convallaria latifolia. Die Blattnerven sind weiß gelassen.

Die Lamina ist gewöhnlich ganzrandig und von sehr einfachem Umriss, häufig lang und schmal, bandförmig, selten rundlich scheibenförmig (Hydrocharis) oder herz- oder pfeilförmig (Sagittaria, manche Aroideen);

Verzweigung der Lamina ist bei den Monocotylen eine ziemlich seltene Ausnahme, sie ist dann entweder durch breit verbundene Lappen angedeutet, oder seltener durch tiefe Theilung, wie bei manchen Aroideen (Amorphophallus, Atherurus, Sauromatum); die gefächerten und gefiederten Blätter der Palmen verdanken ihre Zertheilung nicht einer in früher Jugend



Fig. 365. Scirpus.

Fig. 366. Irideen.

Fig. 367. Musaceen.

Fig. 368. Zingiberaceen *A* Hedychium (DECAISNE und MAOUT) *B* Alpinia (PAYER).

Fig. 369. Cannaceen (nach PAYER) (s. unten).

Fig. 370. Alisma.

Fig. 371. Juncagineen (Triglochin).

Fig. 372. Gymnostachys (eine Aroidee nach PAYER).

statthabenden Auszweigung, sondern einer bei der Entfaltung eintretenden Zerreißung, welche durch Vertrocknung bestimmter Gewebestreifen innerhalb der ganzen, anfangs scharf gefalteten Lamina eingeleitet wird.

Die Nervatur der Laubblätter weicht von der der meisten Dicotylen darin ab, dass die schwächeren Nerven auf der Unterseite des Blattes gewöhnlich nicht vortreten, sondern im Mesophyll verlaufen; kleineren Laubblättern fehlt auch ein vorspringender Mittelnerv, der aber bei den großen gestielten der Spadicifloren und Scitamineen kräftig entwickelt und von zahlreichen Gefäßbündeln durchzogen ist. Ist das Blatt bandförmig und breit inserirt, so laufen die Gefäßbündel fast parallel neben einander hin, bei breiteren Blättern ohne deutlichen Mittelnerv beschreiben sie von der Mittellinie zu den Rändern hin Bögen (Convallaria Fig. 364); ist aber ein starker Mittelnerv in breiter Lamina vorhanden, wie bei Musa u. a., so geben die in ihm verlaufenden Stränge dünne Bündel seitlich ab, die in

großer Zahl parallel zum Blattrand hinüberlaufen; solche parallele querlaufende Nerven sind zuweilen durch gerade kurze Anastomosen zu einem gitterartigen Netz verbunden (Alisma, Costus, Ouvirandra, bei welcher letzteren das Mesophyll in den Maschen der älteren Blätter fehlt während es in den jungen vorhanden ist[1]); nur selten gehen von dem Mittelnerv vorspringende Seitennerven ab, von welchen eine feinere netzförmige Nervatur entspringt (manche Aroideen).

7) Die Blüthe der Monocotylen besteht gewöhnlich aus fünf alternirenden, gleichgliedrigen Blattquirlen, nämlich einem äußeren und einem inneren Perigon, einem äußeren und einem inneren Staubblattwirtel, und einem Carpellkreis, auf den nur in den polycarpischen Blüthen der Alismaceen und Juncagineen noch ein zweiter folgt. Die typische allgemeinste Blüthenformel ist daher $KnCnAn + nGn(+n)$. Nur bei den Hydrocharideen und einigen vereinzelten anderen Fällen wird die Zahl der Staubblattkreise vermehrt; wo sonst, wie bei Butomus, eine Steigerung der typischen Zahl der Staubblätter auftritt, da geschieht es ohne Vermehrung der Quirle.

Nur in vereinzelten Fällen, die sich in den verschiedensten Familien zerstreut finden, ist die Gliederzahl der Kreise: 2 ($K2C2A2 + 2G2$ z. B. Majanthemum, manche Enantioblasten) oder: 4, selbst 5 (Paris quadrifolia zuweilen, manche Orontiaceen). Die gewöhnliche Gliederzahl der Kreise ist 3 und dem entsprechend die typische Formel $K3C3A3 + 3G3(+3)$.

In der großen Abtheilung der Liliifloren, bei manchen Spadicifloren, vielen Enantioblasten, Juncagineen und Alismaceen[2]) ist diese Blüthenformel unmittelbar empirisch gegeben; bei den meisten anderen fehlen einzelne Glieder oder Kreise, deren Abortus aber aus der Stellung der vorhandenen meist leicht zu erkennen ist. Bei den Scitamineen mit nur einer oder selbst nur einer halben Anthere (Fig. 368, 369) fehlen die übrigen Glieder des Androeceums nicht oder nur zum Theil, die vorhandenen sind in corollinische Staminodien umgewandelt. — Die Blüthe der Gramineen besitzt bei den einheimischen Formen kein Perigon, sondern wird eingehüllt von zwei Spelzen, von denen die eine (palea inferior) das Deckblatt, die andere das Vorblatt (palea superior) der Blüthe darstellt. Als rudimentäre Andeutung eines Perigons betrachtet man hier die sogenannten Lodiculae (zwei Schwellkörper) in Form kleiner Schuppen, welche, wenn sie stark turgesciren, die Spelzen auseinanderdrängen und so die Blüthe öffnen. Und zwar entstehen diese Lodiculae, wie sich in manchen Fällen entwicklungsgeschichtlich nachweisen lässt, als Seiten-

---

1) An im Strassburger bot. Garten kultivirten Exemplaren beobachtet.

2) Die zweigliedrige Blüthe von Potamogeton $K_2C_2A2 + 2G4$ (vergl. Hegelmaier, bot. Ztg. 1870, p. 287) entspricht dem Schema nur insofern nicht ganz, als die vier Carpelle gleichzeitig auftreten und zu den vorhergehenden Paaren diagonal gestellt sind. Die Perigonblätter entstehen hier als Auswüchse (Connektivschuppen) der Staubblätter, was namentlich bei Ruppia deutlich hervortritt.

theile einer Blattanlage[1]. Demnach wäre ein Perigon hier überhaupt nicht anzunehmen, die Blüthe ist vielmehr eingehüllt von einer Anzahl zweizeilig stehender Hochblätter, von denen die beiden untersten als Spelzen (paleae) ausgebildet sind, während eines der oberen rudimentär wird, und seine Seitentheile (oder statt derselben zwei unabhängige kleinere Anlagen) die Lodiculae darstellen, während das vierte meist ganz verkümmert, bei den Stipaceen z. B. aber als hintere Lodicula ausgebildet ist. Bei andern, tropischen Gräsern findet sich eine andere Stellung der Blüthenhüllblätter. Der zweite Staubblattkreis ist bei Oryza z. B. entwickelt, auch bei Bambusa u. a. — Wie sich die Blüthe der Orchideen auf den pentacyklisch trimeren Typus zurückführen lässt, wurde schon oben angedeutet, die hier folgenden theoretischen Diagramme werden dasselbe für einige der wichtigeren anderen Familien darthun.

Betrachtet man die pentacyklische Blüthe von der Formel *Kn Cn An + nGn* (+*n*) als die typische der Monocotyledonen, so zeigt sich, dass die große Mehrzahl der Familien, deren Zahlenverhältnisse von diesem Typus[2]) abweichen, dies nur insofern thun, als einzelne Glieder oder ganze Kreise fehlen, ohne dass dadurch die typischen Stellungsverhältnisse der vorhandenen gestört sind; der Abortus ist es daher in dieser Klasse ganz vorwiegend, durch dessen Wirkung die Mannigfaltigkeit der Blüthenformen mit bestimmt wird; dem entsprechend sind unter den Monocotylen auch die Fälle nicht selten, wo der Abortus in dem Grade um sich greift, dass schließlich von der ganzen Blüthe nichts übrig bleibt als ein einzelner, nackter Fruchtknoten oder ein einzelnes Staubgefäß, wie es bei den Aroideen[3]) vielfach vorkommt, bei denen eine derartige Deutung der Blüthenverhältnisse durch das Vorkommen wirklich typisch gebauter Blüthen und der verschiedensten Übergänge (durch nur partiellen Abortus veranlasst) erleichtert und nahe gelegt wird; vorwiegend sind es die kleinen, dicht gedrängt stehenden Blüthen, bei denen eine weitgehende Reduktion der typischen Gliederzahl beobachtet wird, z. B. Spadicifloren, während bei den großen, mehr vereinzelt stehenden Blüthen die Kreise meist vollzählig, selbst überzählig (Butomus, Hydrocharis) sind und Abweichungen vorwiegend darauf beruhen, dass an Stelle fertiler Staubblätter Blumenblätter (corollinische Staminodien) sich bilden (Scitamineen). Mit Rücksicht auf den so weit gehenden Abortus in kleinen Blüthen kann es unter Umständen selbst zweifelhaft werden, ob man in einer Zusammenstellung von Staub-

---

1) Vgl. Hackel, Untersuchungen über die Lodiculae der Gräser in Engler's Jahrbuch. I., pag. 336.

2) Vergl. das p. 469 und in der Einleitung zu den Angiospermen über den Abortus Gesagte.

3) Vgl. Engler, Araceae (Monographiae Phanerogamarum Auct. A. et C. De Candolle Vol. II.) 1879.

fäden und Carpellen eine einzelne Blüthe oder eine mehrblüthige durch Abortus vereinfachte Inflorescenz vor sich habe, wie z. B. bei Lemna.

Wenn die beiden Perigonkreise überhaupt entwickelt sind, so haben sie gewöhnlich gleichartige Struktur; diese ist bei großen Blüthen meist zart, corollinisch, mit mangelnder oder bunter Färbung (Liliaceen, Orchideen u. a.), bei kleinen Blüthen dagegen derb, trocken, häutig (»spelzenartig«) wie bei den Juncaceen, Eriocauloneen u. a. Zuweilen ist indessen der äußere Perigonkreis grün, kelchartig, der innere größere zart, corollinisch (Canna, Alisma, Tradescantia).

Die Staubblätter bestehen gewöhnlich aus einem fadenförmigen Filament und einer vierfächerigen Anthere; doch kommen vielfache Abänderungen zumal in der Form des Filaments und Connektivs vor. Zu den auffallendsten gehören die corollinischen Staminodien der Cannaceen und Zingiberaceen. Dass die Blattnatur der Staubgefäße bei Najas und bei Typha[1]) wahrscheinlich eine Ausnahme erleidet, wurde schon früher angedeutet. — Verzweigung der Staubblätter, die bei den Dicotylen so oft vorkommt, fehlt bei den Monocotylen fast immer, was dem gewöhnlichen Mangel der Verzweigung auch der übrigen Blattformationen entspricht; wenn das nach Payer's Angaben entworfene Diagramm der Cannablüthe (Fig. 369) richtig[2]) ist, so sind die corollinischen Staminodien verzweigt.

Das Gynaeceum besteht gewöhnlich aus einem dreifächerigen Fruchtknoten; seltener ist er einfächerig trimer; in beiden Fällen kann er oberständig oder unterständig sein; letzteres nur bei großblüthigen Pflanzen (Hydrocharis, Irideen, Amaryllideen, Scitamineen, Gynandrae). Die Bildung dreier oder mehrerer monomerer Fruchtknoten, also polycarpischer Blüthen, ist auf den Formenkreis der Juncagineen und Alismaceen beschränkt, bei denen zugleich die gewöhnliche Zahl der Glieder und Kreise des Gynaeceums überschritten wird (was an die Polycarpicae unter den Dicotylen erinnert).

Verwachsungen und Verschiebungen sind in der Blüthe der Monocotylen nicht so häufig und meist nicht so verwickelt wie bei den Dicotylen; zu den auffallendsten Erscheinungen dieser Art gehört die Bildung des Gynostemiums der Orchideen, die Verwachsung der sechs gleichartigen Perigonblätter in eine Röhre bei Hyacinthus, Convallaria, Colchicum u. a., die epipetale und episepale Stellung der Stamina bei denselben Pflanzen und manchen anderen; die letzgenannten Verhältnisse treten auch hier weit weniger constant in bestimmten Fällen auf als bei den Dicotylen.

---

1) Vgl. Bot. Ztg. 1882. pag. 405.

2) Nach Eichler's eingehenden Untersuchungen ist dies allerdings nicht ganz der Fall. Der Blüthenbau dieser Gattung ist indes ein so schwieriger, dass er hier in Kürze nicht dargestellt werden kann. S. Eichler, Blüthendiagramme I.

Am belaubten Hauptspross sind terminale Blüthen bei den Monocotylen sehr selten (Tulipa), dagegen sind terminale Blüthenstände häufiger.

Die Gesammtform der Blüthe gewinnt besonders mit zunehmender Größe derselben die Neigung zum Zygomorphismus, der oft nur schwach angedeutet ist, bei den Scitamineen und Orchideen in höchster Ausbildung auftritt.

8) Die Samenknospen der Monocotylen entspringen gewöhnlich aus den Carpellrändern, selten auf der Innenfläche der Carpelle (Butomus); durch Umwandlung des Endes der Blüthenaxe selbst entsteht die einzige gerade Samenknospe bei Najas (nach Magnus) auf dem Boden der einfächerigen Fruchtknotenhöhle stehen eine oder mehrere Samenknospen bei manchen Aroideen und bei Lemna. — Die vorherrschende Form ist die anatrope; bei den Scitamineen, Gräsern und sonst kommen auch campylotrope Samenknospen hervor: atrop (aufrecht oder hängend) sind sie bei den Enantioblasten und einzelnen Aroideen. — Fast ausnahmslos ist der Knospenkern mit zwei Hüllen umgeben (nicht bei Crinum).

Der Embryosack[1]) bleibt bis zur Befruchtung gewöhnlich mit einer Schicht des Nucellusgewebes umgeben; zuweilen wird die Nucelluswarze zerstört, und es tritt der Embryosack hervor (Hemerocallis, Crocus, Gladiolus u. a.); andrerseits bleibt aber nicht selten gerade die Kernwarze als eine den Scheitel des Embryosackes bedeckende Gewebekappe erhalten (manche Aroideen und Liliaceen); bei den Orchideen zerstört der wachsende Embryosack die ihn einhüllende Gewebeschicht sammt der Kernwarze vollständig; dasselbe geschieht bei allen anderen (endospermbildenden) Monocotylen nach der Befruchtung, und zuweilen greift dann der Embryosack sogar in das innere Integument zerstörend ein (Allium odorans, Ophrydeen).

Bei der Mehrzahl der Monocotylen erfolgt rasch nach der Befruchtung eine reichliche Entwicklung von Endospermzellen, durch freie Zellbildung (s. p. 445) indem zuerst Theilung der Kerne stattfindet, die dem Wandbeleg des Embryosackes eingebettet sind und zu Centren der Zellbildung werden. Enge Embryosäcke werden schon durch das Wachsthum der ersten frei entstandenen Endospermzellen gefüllt; zuweilen bilden die im Wandbeleg entstandenen freien Zellen einen den Embryosack erfüllenden losen Brei, der sich erst nachträglich zum Gewebe schließt (Leucojum, Gagea); der enge Embryosack von Pistia wird mit einer Reihe breiter scheibenförmiger Zellen erfüllt, die wie Querfächer in ihm liegen und vielleicht durch Theilung des Sackes selbst entstehen. — Die Erfüllung nur eines Theils des Embryosackes mit Endosperm, das Leerbleiben des anderen kommt bei den Aroideen vor.

---

1) Hofmeister, Neue Beiträge (Abh. der K. Sächs. Gesellsch. der Wiss. VII.) und die oben pag. 433 u. 441 citirte Literatur.

Nach Erfüllung des Sackes wächst das Endosperm noch fort, während der Same, den es erfüllt, an Umfang zunimmt; es wurde schon erwähnt, wie beträchtlich dies Wachsthum bei Crinum ist.

Bei allen Endosperm bildenden Monocotylen schließt sich dieses zu einem continuirlichen, den Embryo umhüllenden Gewebe, bevor dessen Wachsthum beendigt ist; indem er sich vergrößert, wird daher ein Theil des ihn umgebenden Endosperms wieder verdrängt; auf solcher Verdrängung beruht die seitliche Lage des Embryo der Gräser neben dem Endosperm und der Mangel des letzteren bei manchen Aroideen; bei den andern endospermfreien Monocotylen aber, den Najadeen, Potamogetoneen, Juncagineen, Alismaceen, Cannaceen, Orchideen, unterbleibt die Endospermbildung ganz, oder es treten nur vorübergehende Vorbereitungen dazu auf.

Über die erste Anlage des Embryo ist das in der Einleitung zu den Angiospermen Gesagte zu vergleichen.

a). Bezüglich der Gewebebildung[1]) unterscheiden sich die Monocotylen von den Dicotylen und Gymnospermen vorwiegend durch den Verlauf der Gefäßbündel im Stamm und den Mangel einer ächten Cambiumschicht. Der Querschnitt des Stammes der meisten Monocotylen zeigt die Bündel nicht (wie bei den Coniferen und Dicotylen) zu einem einfachen Ring geordnet, sondern innerhalb einer peripherischen bündelfreien Zone, der Rinde, eine Kreisfläche, auf welcher entweder mehrere concentrische unregelmäßig angeordnete Reihen von Bündeln um eine bündelfreie Mitte (das Mark) angeordnet sind, wie z. B. bei vielen, später hohl werden Grasstengeln, oder die Bündel über die ganze Fläche vertheilt liegen. Diese Anordnung der Bündel (von der eine Anzahl von Ausnahmen sich findet) hat ihren Grund in dem radial schiefen Verlauf der Blattspurbündel. Diese aus den breit inserirten Blättern zahlreich neben einander in den Stamm eintretend, dringen schief abwärts tief (— und zwar dringen, wie Fig. 373 zeigt, nicht alle Stränge gleich tief ein, manche laufen auch der Stammoberfläche genähert —) in diesen ein, um wieder auswärts biegend und absteigend sich weiter unten der Stammoberfläche zu nähern; an der tief im Stammgewebe liegenden Biegung ist der gemeinsame Strang meist am dicksten und am vollständigsten ausgebildet, während der ins Blatt aufbiegende Schenkel nach oben, der Blattspurstrang oder absteigende Schenkel nach unten sich verdünnt und vereinfacht; ein Querschnitt des Stammes, der die verschiedenen Blattspuren in verschiedenen Höhen ihres Verlaufs trifft, zeigt daher Bündel von verschiedenem Bau und Umfang; ein radialer Längsschnitt durch die Knospe oder durch ausgebildete Stämme mit kurzen Internodien (Palmen, dicke Rhizome, Zwiebelkuchen u. s. w.) zeigt, wie die aus verschiedenen Blättern absteigenden Stränge,

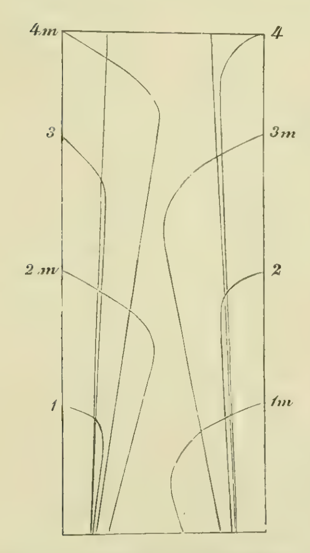


Fig. 373. Schema des Gefäßbündelverlaufes bei Palmen, zweizeilige, alternirende, stengelumfassende Blätter vorausgesetzt. Die successiven Blattspuren sind der Reihe nach beziffert, *m* medianer Strang. (Aus de Bary, vergl. Anatomie.)

1) Siehe de Bary, Vgl. Anatomie pag. 271 und die dort citirte Literatur.

deren Biegungen in verschiedenen Höhen liegen, sich in radialer Richtung kreuzen, indem die einen dort nach innen biegen, wo die anderen bereits sich auswärts wenden. Alle Stränge steigen durch viele Internodien hinab, und vereinigen sich zuletzt im äußeren Theil des Bündelcylinders mit tiefer austretenden Bündeln, indem sie sich in radialer oder in schiefer Richtung an dieselben anlegen. In langgestreckten Internodien, z. B. denen der Grashalme, manchen Palmen (Calamus), den langen Schäften von Allium u. s. w. verlaufen die Stränge nahezu parallel unter sich und mit der Oberfläche; die in dem Knospenende auch solcher Stämme leicht kenntlichen Bugstellen und Kreuzungen der Stränge sind dann in den nicht gestreckten Querplatten zwischen je zwei Internodien (in den Knoten) vorhanden, wo nicht selten ein Netzwerk horizontaler Stränge zwischen ihnen liegt (sehr deutlich bei Zea Mais).

Durch den angedeuteten Verlauf der Stränge ist die Scheidung des Grundgewebes des Stammes in Mark und Rinde, in dem Sinne wie bei Coniferen und Dicotylen, ausgeschlossen; das parenchymatische Grundgewebe erfüllt die Zwischenräume der meist zahlreichen Stränge gleichmäßig; doch tritt nicht selten eine Scheidung desselben in eine äußere, peripherische Schicht und eine innere Masse ein, indem sich zwischen beiden eine Gewebeschicht bildet, deren Zellen eigenthümlich verdickt und verholzt sind, der sog. Steifungsring (so z. B. in den meisten dickeren Rhizomen, im hohlen Schaft von Allium u. s. w.).

Vermöge ihres nicht parallelen Verlaufs und ihrer zerstreuten Vertheilung auf dem Querschnitt sind die Blattspurstränge im Stamm der Monocotylen ungeeignet, durch Cambiumüberbrückungen (Interfascicularcambium) zu einem geschlossenen Mantel zu verschmelzen, wie bei den anderen Phanerogamen; dem entsprechend fehlt ihnen auch die fortbildungsfähige Cambiumschicht zwischen Phloëm und Xylem: es sind geschlossene Stränge; mit Beendigung des Längenwachsthums eines Stammtheils verwandelt sich das ganze Gewebe der Stränge in Dauergewebe, ein nachträgliches Dickenwachsthum findet daher gewöhnlich nicht statt; jeder einmal gebildete Stammtheil behält seinen Umfang, den er bereits innerhalb der Knospe, nahe am Stammscheitel, gewonnen hatte. Bei den Dracaenen, Aloëen, Yucca (Liliaceen) beginnt jedoch weit entfernt von dem Knospenende des Stammes später ein erneutes Dickenwachsthum, welches selbst Jahrhunderte fortdauern kann und beträchtliche, wenn auch langsame Umfangszunahme bewirkt; dieses nachträgliche Dickenwachsthum findet aber in ganz anderer Weise statt, als bei den Gymnospermen und Dicotylen; eine der Stammoberfläche parallele Schicht des Grundgewebes nämlich verwandelt sich in Theilungsgewebe, welches beständig neue geschlossene Gefäßbündel und zwischen diesen parenchymatisches Dauergewebe erzeugt; es wird so ein mehr oder minder deutlich geschichtetes Netzwerk dünner anastomisirender Stränge gebildet, deren Lagerung und Zusammenhang an verwitterten Stämmen, wo das die Zwischenräume erfüllende Parenchym verwest ist, leicht zu erkennen ist. Dieses Netzwerk von dicht gelagerten geschlossenen Gefäßbündeln bildet nun eine Art secundären Holzes, das als Hohlcylinder den Raum umgiebt, in welchem die ursprünglichen Stränge des Stammes, die Blattspuren, vereinzelt und locker als lange Fäden verlaufen. Dem secundären Holzkörper der Coniferen und Dicotylen gleicht diese Verdickungsmasse der genannten baumförmigen Monocotylen darin, dass sie ganz dem Stamme angehört und in keiner genetischen Verbindung mit den Blättern steht, im Gegensatz zu den ursprünglichen gemeinsamen Strängen. — Ausnahmen von dem oben kurz geschilderten Gefäßbündelverlauf kommen bei verschiedenen Monocotylen vor. Geringere Modifikationen machen sich dadurch geltend, dass die Bündel in ihrem Verlaufe schräge oder quere Verbindungsäste (Anastomosen) erhalten (bei knolligen Aroideenstämmen, den gestreckten Internodien vieler Cyperaceenstengel etc.), oder dass die Bündel, bevor sie in ihrem Verlaufe die Cylinderperipherie erreichen, mit tieferen Blättern angehörenden vereintläufig werden

(Pandanus, Bromeliaceen), oder endlich dadurch dass außerhalb des Gefäßbündelcylinders rindenständige Bündel auftreten (viele Palmen, Rhizome von Carex hirta etc.) — Bedeutendere Abweichungen kommen bei anderen Monocotylen vor, bezüglich welcher auf DE BARY's Anatomie zu verweisen ist. — Erwähnt werden mag hier nur noch, dass in den Laubstengeln von Tamus und Dioscorea Batatas die Gefäßbündel nach dem Dicotylentypus (s. d.), also zu einem markumgebenden Bündelring geordnet sind. Wie oben erwähnt wurde, nähern sich auch die Embryonen der Dioscoreen denen der Dicotylen insofern, als der Stammvegetationspunkt am Embryo apikal, nicht seitlich, wie bei den meisten andern Monocotyledonen angelegt wird.

b) Die systematische Aufzählung der Unterabtheilungen folgt hier in der von EICHLER in seinem »Syllabus«[1]) befolgten Anordnung (vgl. auch WARMING, Handbogi den systematiske botanik 1879). Die kurzen Ordnungsdiagnosen sollen nur auf einige der systematisch wichtigeren Merkmale hinweisen, wobei die eingeklammerten Zahlen die Bezifferung derjenigen Familien bedeuten, denen innerhalb der Ordnung die genannten Merkmale fehlen oder zukommen. — Eine Charakteristik der einzelnen Familien der Monocotylen wäre in dem hier zu Gebote stehenden Raume wohl noch thunlich; da dasselbe Verfahren jedoch für die Klasse der Dicotylen den Raum dieses Buches weit überschreiten müsste, so mag der Gleichförmigkeit wegen auch hier die bloße Nennung der Familien genügen.

1. Reihe. Liliifloren. Inflorescenzen sehr verschieden racemös oder cymös; große Blüthen zuweilen vereinzelt. Mit einzelnen Ausnahmen zweizähliger, vier- oder selbst fünfzähliger Kreise sind die pentacyklischen Blüthen dreizählig; bei den Irideen fehlt der innere Staubblattkreis; die Perigonkreise sind meist gleichartig, bei 1) unscheinbar, spelzenartig, meist aber beide corollinisch (2, 3, 5—8) oft groß bei 8 äußeres Perigon als Kelch, inneres als Corolle entwickelt; zuweilen alle sechs Blätter röhrig verwachsen (6 und sonst), oft mit epipetalen und episepalen Staubfäden; Fruchtknoten oberständig bei 1), 2), bei 8 ober- oder unterständig, sonst unterständig, meist eine dreifächerige Kapsel oder Beere bildend. Embryo von Endosperm umschlossen, bei 8 Embryo neben dem Endosperm. — Pflanzen von sehr verschiedenem Habitus; kräftige oberirdische holzige Stämme mit Dickenwachsthum bei Dracaenen, Aloë, Yucca (zu 2 gehörig), häufiger unterirdische Rhizome, Knollen, Zwiebeln, aus denen krautige Jahrestriebe entspringen; Blätter meist schmal und lang, bei 4) mit breiter Lamina und dünnem Stiel.

Familien: 1) Juncaceen,
2) Liliaceen,
3) Irideen,
4) Dioscoreen.
5) Taccaceen,
6) Haemodoraceen,
7) Pontederiaceen.
8) Bromeliaceen.

2. Reihe. Enantioblasten. Blüthen in gedrängten (bei 4) cymösen Inflorescenzen, unscheinbar (1, 2) oder ansehnlich (3, 4), pentacyklisch, meist trimer, bei 1, 2 oft binär; Perigonkreise spelzenähnlich bei 1, 2, als Kelch und Corolle entwickelt bei 3, 4; oberständige zwei- oder dreifächerige Kapsel mit loculicider Dehiscenz; Samenknospe gerade, daher der Embryo (βλάστη) der Basis des Samens gegenüber (ἐναντίος) liegt. — Pflanzen mit grasähnlichem Habitus (1—3) oder saftige Stauden (4).

1) EICHLER, Syllabus der Vorlesungen über specielle und medicinisch-pharmaceutische Botanik. 2. Aufl. 1880.

Familien: 1) Restiaceen,
2) Eriocauloneen,
3) Xyrideen,
4) Commelyneen.

3. Reihe. Spadicifloren. Blüthenstand ein Spadix oder eine Rispe mit dicken Zweigen (4), gewöhnlich von einer großen, zuweilen corollinischen (1) Spatha umhüllt; die Brakteen sind klein oder fehlen ganz; das Perigon ist niemals corollinisch, meist unscheinbar oder ganz verkümmert (1—4); Geschlechter meist diklinisch, die immer oberständige Frucht oft sehr groß (2, 5), Same meist groß oder sehr groß und endospermreich (bei Lemnaceen und Najadeen wenig Endosperm); Keim klein, gerade. — In der Mehrzahl robuste, große Pflanzen, mit kräftiger, meist oberirdischer Stammbildung, großen zahlreichen Laubblättern, die bei 1), 3), 4) breite, verzweigte oder scheinbar gefiederte oder fächerförmige Lamina, Stiel und Scheide besitzen, bei 2) ungestielt, sehr lang und schmal sind. Die Lemnaceen haben schwimmende, blattlose, verzweigte, kleine Vegetationskörper (Thallus) meist mit ächten, hinabhängenden Wurzeln. Die Najadeen 6) sind dünnstengliche, verzweigte, langblättrige, submerse Pflanzen (die beiden letzteren Familien wurden früher auch als Centrospermen zusammengefasst, nach der centralen Stellung der Samen).

Familien: 1) Aroideen (incl. Lemnaceen),
2) Pandaneen,
3) Typhaceen,
4) Cyclantheen,
5) Palmen,
6) Najadeen.

4. Reihe. Glumaceen. Inflorescenz ährig oder rispig ohne Spatha; Blüthen sehr klein und unscheinbar, zwischen dicht gestellten trockenen Hochblättern (Glumen, Spelzen) versteckt, das Perigon fehlt oder ist durch haarartige Bildungen oder Schüppchen ersetzt; eine oberständige, kleine, einsamige, trockene Schließfrucht; Embryo bei 1) neben dem Endosperm und sehr klein, bei 2) ebenfalls neben dem Endosperm, sehr ausgebildet und mit Scutellum. — Dauernde, unterirdische, gestreckte Rhizome, aufrechte oberirdische Sprosse mit langen dünnen Internodien und langen schmalen, zweireihigen oder dreireihigen (2) Laubblättern.

Familien: 1) Cyperaceen,
2) Gramineen.

5. Reihe. Scitamineen. Die dreigliedrigen Blüthenkreise sind zygomorph oder asymmetrisch entwickelt; beide Perigonkreise oder nur der innere (2, 3) corollinisch; von den Staubblättern abortirt bei 1) das hintere des inneren Kreises, welches bei 2), 3) allein fruchtbar wird (bei 3 nur mit halber Anthere), während die anderen corollinischen Staminodien darstellen (vgl. Fig. 367—369); Frucht unterständig, dreifächerig; Beere oder Kapsel. Kein Endosperm, reichliches Perisperm. — Meist stattliche, oft colossale 1) krautige Stauden aus dauerndem Rhizom, mit großen Blättern, die meist in eine breite Lamina, Stiel und Scheide gegliedert sind.

Familien: 1) Musaceen,
2) Zingiberaceen,
3) Cannaceen (Marantaceen)

6. Reihe. Gynandrae. Die ganze Blüthe nach Anlage und Ausbildung zygomorph; durch Drehung des langen unterständigen Fruchtknotens (1) wird die Vorderseite der entwickelten Blüthe gewöhnlich nach hinten gekehrt; die beiden dreigliedrigen Perigonkreise corollinisch, das hintere Blatt des inneren (Labellum) meist mit einem Sporn versehen; von den typischen sechs Staubgefäßen der beiden Kreise kommen nur die vorderen zu weiterer Ausbildung, und zwar wird bei den Orchideen (mit Ausnahme

der Cypripedien) das vordere des äußeren Kreises allein fertil mit großer Anthere, die beiden vorderen des inneren bilden kleine Staminodien; gerade diese letzteren aber werden bei den Cypripedien fertil, das vordere äußere ein großes Staminodium; bei den Apostasieen ebenso, oder die vorderen drei sind fertil. Die Filamente der fertilen und sterilen Staubblätter mit den drei Griffeln zu einem Gynostemium verwachsen; Pollen in vereinzelten Körnern, Tetraden, Massen oder Pollinarien; Fruchtknoten unterständig, einfächerig, mit wandständigen (Orchideen) oder dreifächerig mit centralen Placenten (Apostasieen); Samenknospen anatrop; Samen sehr zahlreich, sehr klein ohne Endosperm, mit ungegliedertem Embryo. — Kleine Kräuter oder größere Stauden; die tropischen Orchideen oft auf Bäumen mit eigenthümlichen Luftwurzeln befestigt; die einheimischen mit unterirdischen Rhizomen oder Knollen perennirend; manche Orchideen sind chlorophyllfreie Humusbewohner, einige sogar wurzellos (Epipogum, Corallorrhiza).

Familien: 1) Orchideen,
2) Apostasieen.

Die Burmanniaceen mit cymöser Inflorescenz, drei epipetalen oder sechs fruchtbaren Staubgefäßen, dreitheiligem freiem Griffel und ein- oder dreifächerigem, unterständigem Fruchtknoten schließen sich den Gynandrae durch ihren kleinen endospermfreien Samen und den ungegliederten Embryo an; auch unter diesen meist kleinen Pflänzchen finden sich chlorophyllfreie Humusbewohner.

7. Reihe. Helobiae. Sumpf- oder Wasserpflanzen mit regelmäßigen (radiären) Blüthen, mit bald mehr bald weniger Kreisen als im Monocotylen-Typus. Gynaeceum aus drei oder mehr monomeren Fruchtknoten bestehend, diese einsamig oder mehrsamig, die Samen ohne oder mit sehr kleinem Endosperm. Bei 3) Fruchtknoten unterständig, Blüthen diöcisch oder polygamisch.

Familien: 1) Juncagineen,
2) Alismaceen,
3) Hydrocharideen (incl. Vallisnerieen und Stratiotes).

B. Dicotyledonen.

1) Der reife Samen der Dicotylen enthält entweder ein großes Endosperm und einen kleinen Embryo (Euphorbiaceen, Coffea, Myristica, Umbelliferen, Ampelideen, Polygoneen, Caesalpineen u. a.), oder dieser ist verhältnissmäßig groß und das Endosperm nimmt einen kleinen Raum ein (Plumbagineen, Labiaten, Asclepiaden u. v. a.), oder endlich das Endosperm fehlt ganz, und der Embryo erfüllt allein den von der Samenschale umschlossenen Raum, wobei der reife Embryo häufig eine sehr beträchtliche Größe erreicht (Aesculus, Quercus, Castanea, Juglans, Cucurbita, Tropaeolum, Phaseolus, Faba), in kleinen Samen aber auch von mäßigem Umfang bleibt (Cruciferen, Compositen, Rosifloren u. a.). Der Mangel des Endosperms beruht gewöhnlich auf der Verdrängung desselben durch den vor der Samenreife rasch heranwachsenden Embryo, nur in vereinzelten Fällen ist es bei den Dicotylen

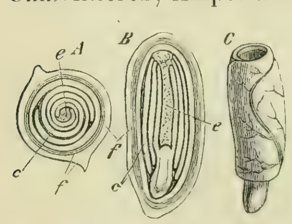


Fig. 374. Chimonanthus fragrans; *A* Querschnitt der noch nicht ganz reifen Frucht; *B* Längsschnitt derselben; *f* die dünne Fruchtschale, *e* Überrest des Endosperms, *c* Cotyledonarblätter; *C* der Embryo aus dem Samen genommen, zeigt die um einander gewickelten Cotyledonen, unten das Wurzelende.

schon der Anlage nach rudimentär (Tropaeolum, Trapa); bei den Nymphaeaceen und Piperaceen bleibt der Embryo und das ihn umgebende Endosperm klein, der übrige Raum innerhalb der Samenschale ist von Perisperm erfüllt.

2) Der Embryo erlangt bei den chlorophyllfreien, kleinsamigen Schmarotzern und Humusbewohnern bis zur Samenreife meist eine sehr geringe Größe und bleibt ungegliedert; bei Monotropa bleibt er sogar fünf- bis neunzellig und selbst bei der chlorophyllhaltigen Pyrola secunda wird er nur acht- bis sechszehnzellig (Hofmeister); einen sehr kleinen noch ungegliederten Embryo in Form eines rundliche Gewebekörpers enthalten die reifen Samen der Orobanchen[1]) Balanophoren, Rafflesiaceen[2]) u. a; der Embryo von Cuscuta ist zwar ziemlich groß und lang, und besitzt auch eine Wurzel[3]), die aber dadurch merkwürdig ist, dass eine Wurzelhaube durchaus fehlt. Auch Blattanlagen besitzt der Embryo mancher Cuscutaarten nicht. Die schmarotzende, aber chlorophyllreiche Mistel (Loranthaceen) entwickelt dagegen einen nicht nur großen sondern auch wohlausgebildeten Embryo. — Auch bei nichtparasitischen Pflanzen findet sich übrigens eine unvollständige Organausstattung des Embryos. Der von Utricularia[4]) z. B., einer Wasserpflanze, besitzt keine Spur einer Wurzelanlage; da die Pflanze auch später keine Wurzeln entwickelt, so verhält sie sich in dieser Beziehung ganz wie die ebenfalls im Wasser lebende Salvinia (pag. 259), wo das Fehlen der Wurzeln ebenfalls bis in die Embryonalstadien zurückgreift. Dagegen ist der Utriculariaembryo mit einer größeren Anzahl (11—13) eigenthümlicher Blattanlagen versehen.

Ist der Embryo des reifen Samens, wie gewöhnlich, gegliedert, so besteht er aus einem Axenkörper und zwei opponirten ersten Blättern, zwischen denen jener als nackter Vegetationskegel endigt (Cucurbita) oder eine zuweilen mehrblättrige Knospe trägt (Phaseolus, Faba, Fig. 376, Quercus u. a.); nicht selten bildet sich statt der beiden opponirten Cotyledonen ein dreigliedriger Quirl von solchen bei Pflanzen, die normal nur zwei besitzen (Phaseolus, Quercus, Amygdalus u. v. a.)[5]). Die opponirten Cotyledonen sind gewöhnlich gleichartig geformt und gleich stark; bei Trapa bleibt jedoch der eine viel kleiner als der andere, und es finden sich

1) Vgl. Koch, Über die Entwicklung des Samens von Orobanche. Jahrb. f. wiss. Bot. XI.; ferner über Cuscuta in Hanstein, Bot. Abhandl. II. Bd. Heft 3.

2) Graf Solms-Laubach: Über den Bau der Samen in den Familien der Rafflesiaceae und Hydnoraceae. Bot. Ztg. 1874.

3) Die Wurzel ist nur kurze Zeit in Funktion, so lange nämlich, bis es der Keimpflanze gelungen ist, eine Pflanze zu erreichen, auf der sie schmarotzen kann; dann stirbt die Wurzel und der ganze untere Theil der Cuscuta (Keimpflanze) ab, und dieselbe lebt auf ihrem Wirthe, ohne mit dem Boden in Verbindung zu stehen.

4) Kamienski, Vergl. Unters. über die Entwicklung der Utricularien. Bot. Ztg. 1877. pag. 701.

5) Zahlreiche andere Fälle s. Bot. Ztg. 1869. pag. 875.

selbst einzelne Fälle, wo überhaupt nur ein Cotyledonarblatt vorkommt; so bei Ranunculus Ficaria[1], wo es unten scheidig ist, und Carum Bulbocastanum, bei welchem, wie HEGELMAIER[2]) gezeigt hat, die »pseudomonocotyle« Form des Embryos (Vorhandensein eines scheinbar einzigen terminalen Keimblattes) auf nicht ganz vollständiger Verkümmerung des einen Keimblattes, bei gewöhnlicher seitlicher Anlegung des andern (cf. pag. 450) beruht. Ähnlich dürfte es sich auch bei Ran. Ficaria verhalten, ferner bei Bulbocapnos einer Sektion von Corydalis. — Die beiden Cotyledonen bilden gewöhnlich die weit überwiegende Masse des reifen Embryo, so dass der

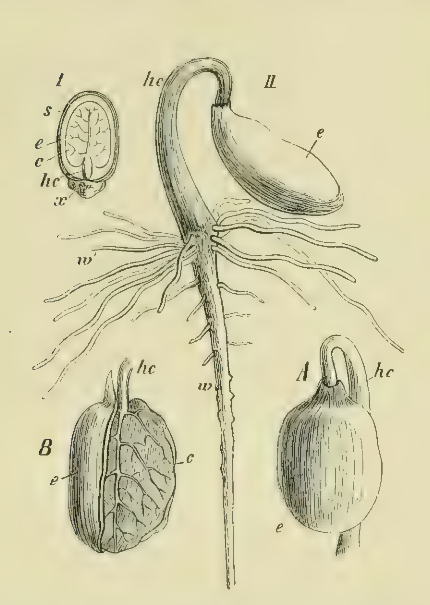


Fig. 375. Ricinus communis; *I* der reife Same längs durchschnitten, *II* die Keimpflanze, deren Cotyledonen noch im Endosperm stecken, was durch *A* und *B* noch näher ersichtlich wird. — *s* Samenschale, *e* Endosperm, *c* Cotyledon, *hc* hypocotyles Stammglied, *w* Hauptwurzel, *w'* Nebenwurzeln derselben; *x* ein den Euphorbiaceen eigenthümliches Anhängsel des Samens (Caruncula).

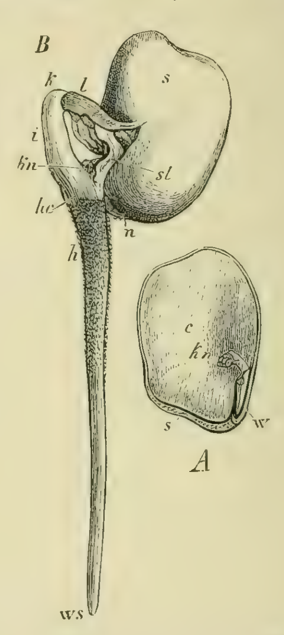


Fig. 376. Vicia Faba: *A* Same nach Wegnahme des einen Cotyledons, der andere ist noch erhalten *c*, *w* Wurzelende, *kn* Knospe des Embryos, *s* Samenschale; *B* keimender Same; *s* Schale, *l* abgerissener Lappen derselben, *n* Nabel; *st* Stiel eines Cotyledons, *k* Krümmung des epicotylen Axenglieds *i*, *hc* das sehr kurze hypocotyle Glied, *h* die Hauptwurzel, *ws* deren Spitze, *kn* Axelknospe des einen Cotyledons.

Axenkörper nur als ein kleines zapfenförmiges Anhängsel zwischen ihnen erscheint; dieses Verhalten ist besonders dann auffallend, wenn im endospermfreien Samen der Embryo eine sehr bedeutende absolute Größe erreicht und die Cotyledonen zu zwei dicken, fleischigen Körpern anschwellen, wie bei Aesculus, Castanea, Quercus (Fig. 379), Amygdalus, Vicia Faba, Phaseolus, Bertholletia excelsa (Paranuss) u. v. a.; gewöhnlicher sind üb-

1) IRMISCH, Beitr. zur vergl. Morphol. der Pflanzen. Halle 1854. pag. 12.

2) Vergl. Untersuchungen. Stuttgart 1875.

rigens die Cotyledonen dünn, einfach geformten kurz gestielten Laubblättern ähnlich (Cruciferen, Euphorbiaceen, Tilia, letztere mit drei- bis fünflappiger Cotyledonspreite), häufig liegen sie mit ihren Innenflächen

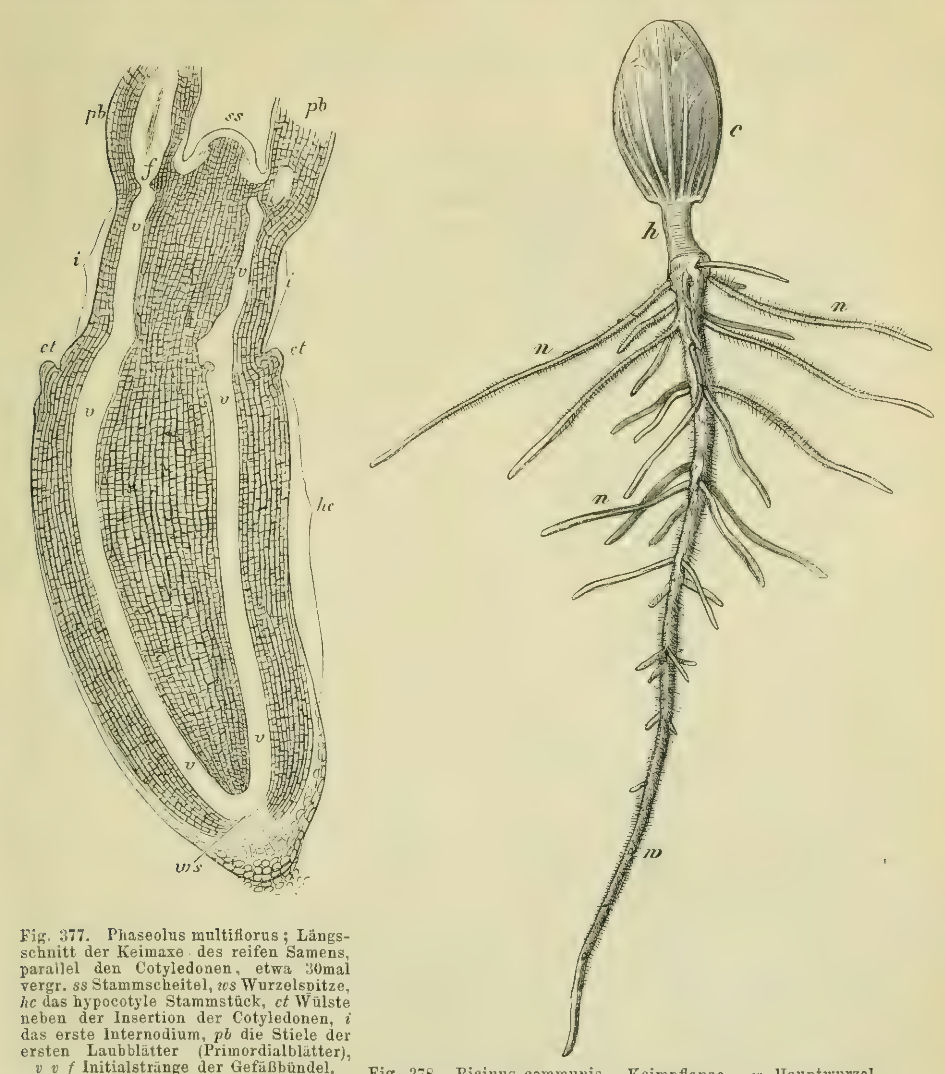


Fig. 377. Phaseolus multiflorus; Längsschnitt der Keimaxe des reifen Samens, parallel den Cotyledonen, etwa 30mal vergr. *ss* Stammscheitel, *ws* Wurzelspitze, *hc* das hypocotyle Stammstück, *ct* Wülste neben der Insertion der Cotyledonen, *i* das erste Internodium, *pb* die Stiele der ersten Laubblätter (Primordialblätter), *v v f* Initialstränge der Gefäßbündel.

Fig. 378. Ricinus communis. Keimpflanze. *w* Hauptwurzel, *n* Nebenwurzeln, *h* hypocotyles Glied, *c* Cotyledonen.

platt an einander (Fig. 375, 376), nicht selten sind sie aber auch gefaltet oder knitterig hin und her gebogen (so z. B. Theobroma mit dicken, Acer, Convolvulaceen u. a. mit dünnen Cotyledonen), seltener spiralig um einander gewickelt (Fig. 374).

Die Axe des Embryos ist unterhalb der Cotyledonen gewöhnlich zapfen-

artig verlängert und wird in dieser Form von der beschreibenden Botanik als Würzelchen (radicula) bezeichnet. Der zapfenförmige Körper besteht jedoch in seinem oberen, meist größeren Theil aus dem hypocotylen Stammglied, und nur das untere, hintere, oft sehr kurze Endstück ist die Anlage der Hauptwurzel (Fig. 377); im Gewebe der letzteren sind zuweilen schon die ersten Nebenwurzelanlagen kenntlich (Cucurbita und nach Reinke bei Impatiens).

3) Die Keimung wird, nachdem die Samenschale oder bei trockenen Schließfrüchten das Pericarp durch das Anschwellen des Endosperms oder der Cotyledonen selbst geöffnet worden ist, meist dadurch eingeleitet, dass das hypocotyle Glied sich soweit verlängert, um die Wurzel aus dem Samen hinauszuschieben, worauf diese selbst rasch zu wachsen beginnt und gewöhnlich eine beträchtliche Länge erreicht und Nebenwurzeln in akropetaler Folge bildet, während Cotyledonen und Keimknospe noch im Samen verweilen (Fig. 375, 376, 377, 378). Dicke, fleischige Cotyledonen bleiben während der Keimung gewöhnlich im Samen stecken und gehen, nachdem sie ausgesogen sind, endlich zu Grunde (Phaseolus multiflorus, Vicia Faba, Fig. 376, Quercus, Fig. 379); in diesem Fall strecken sich die Cotyledonarstiele so weit, dass dadurch die zwischen ihnen eingeschlossene Keimknospe hinausgeschoben wird (Fig. 379), die nun aufrecht emporwächst, so dass der Same sammt den Cotyledonen als seitliches Anhängsel der Keimaxe erscheint. Gewöhnlich aber sind die Cotyledonen, zumal dann, wenn sie dünn sind, zu weiterer Entwicklung bestimmt, sie bilden die ersten Laubblätter der Pflanze; um sie und die zwischen ihnen liegende Keimknospe aus dem Samen zu befreien, streckt sich das hypocotyle Glied beträchtlich in die Länge, was zunächst eine aufwärts gerichtete Krümmung desselben (Fig. 375) veranlasst, da die Cotyledonen noch im Samen festgehalten sind, das untere Ende aber durch die Wurzel im Boden befestigt ist; endlich wird durch eine letzte Streckung des unteren hypocotylen Stückes der obere Theil desselben sammt den Cotyledonen in hängender Stellung aus den Samen hervorgezogen und über die Erde gebracht, um sich hier gerade zu strecken und die Cotyledonen in der Luft auszubreiten, zwischen denen die nun schon weiter fortgebildete Keimknospe emporstrebt; die so ans Licht gebrachten Cotyledonen wachsen nun meist rasch und beträchtlich und bilden die ersten einfach geformten grünen Blätter der jungen Pflanze (Cucurbita, Cruciferen, Acer, Convolvulaceen, Euphorbiaceen u. v. a.). Enthält der Same Endosperm, so werden die Cotyledonen erst nach Aufsaugung desselben herausgezogen (Fig. 375, 378). Zwischen den hier geschilderten verschiedenen Keimungsarten kommen manche Übergangsformen vor, zuweilen treten, durch besondere Lebensverhältnisse veranlasst, eigenthümliche Erscheinungen dabei auf; bei Trapa z. B. bleibt die Hauptwurzel, die der Anlage nach schon rudimentär ist (namentlich bezüglich der Wurzelhaube), ganz unentwickelt, das hypocotyle Glied krümmt

im Wasser, auf dessen Grund der Same keimt, sein unteres Ende bei beträchtlicher Verlängerung aufwärts; aus ihm treten frühzeitig Reihen zahlreicher Seitenwurzeln hervor, welche die Pflanze im Boden befestigen.

4) Die Erstarkung der Keimpflanze kann unter kräftiger Fortbildung der primären Keimaxe stattfinden; indem diese (gewöhnlich aufrecht) fortwächst, wird der aus der Keimknospe sich entwickelnde Spross

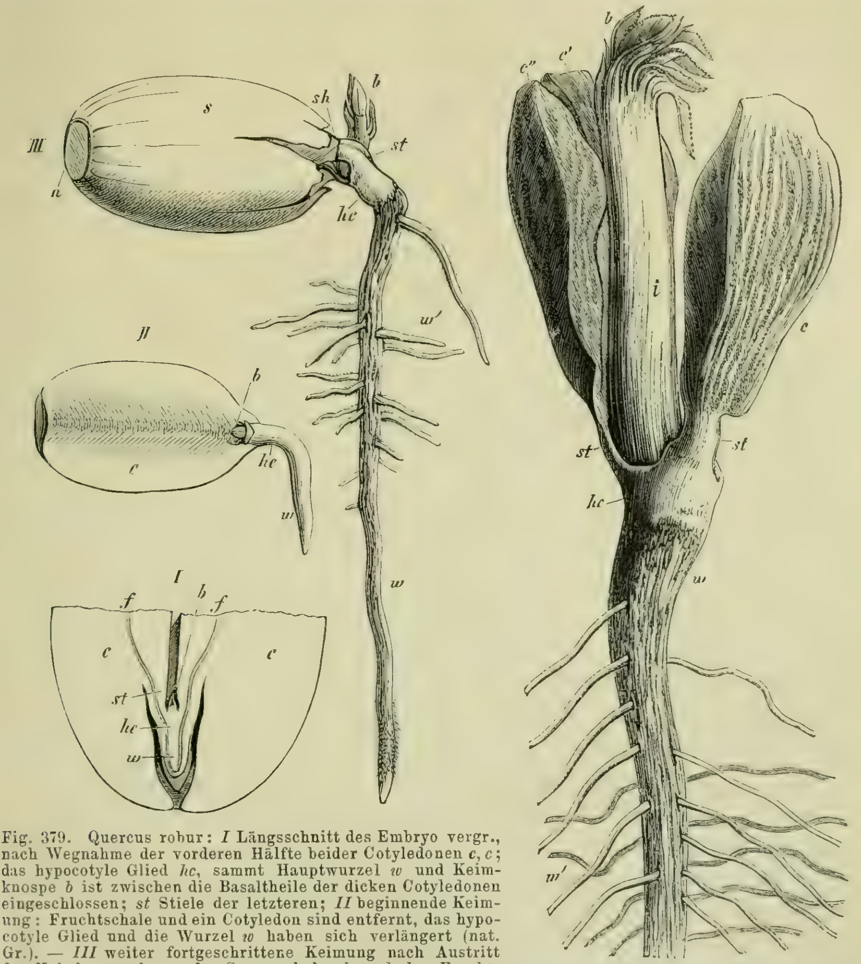


Fig. 379. Quercus robur: *I* Längsschnitt des Embryo vergr., nach Wegnahme der vorderen Hälfte beider Cotyledonen *c, c*; das hypocotyle Glied *hc*, sammt Hauptwurzel *w* und Keimknospe *b* ist zwischen die Basaltheile der dicken Cotyledonen eingeschlossen; *st* Stiele der letzteren; *II* beginnende Keimung: Fruchtschale und ein Cotyledon sind entfernt, das hypocotyle Glied und die Wurzel *w* haben sich verlängert (nat. Gr.). — *III* weiter fortgeschrittene Keimung nach Austritt der Keimknospe *b* aus der Samenschale *sh* und der Fruchtschale *s* durch Streckung der Cotyledonarstiele *st*; *w* Hauptwurzel, *w'* deren Nebenwurzeln.

Fig. 380. Keimende Mandel (der eine Cotyledon gespalten *c' c''*); Buchstaben wie bei voriger Fig.; *i* das sehr kräftig entwickelte erste Internodium.

zum Hauptstamm der Pflanze, der am Gipfel sich verlängernd meist schwächere Seitensprosse erzeugt (Helianthus, Vicia, Populus, Impatiens u. a.); bei ausdauerndem Hauptstamm pflegt eher oder später der Gipfel desselben seine weitere Entwicklung einzustellen, oder die ihm nächsten

Seitensprosse werden ebenso kräftig als er, es entsteht, indem die unteren Zweige absterben, der Hauptstamm sich »reinigt«, eine Baumkrone oder der primäre Stamm wächst als Sympodium aufrecht fort (Linde, Ricinus), oder es entstehen schon früh an der Basis des Hauptsprosses Seitentriebe, die ebenso kräftig wie er sich entwickeln und einen Strauch bilden. — Wenn der Keimstamm sich kräftig entwickelt, so pflegt auch die Hauptwurzel des Keims in absteigender Richtung stark zu wachsen, eine sogen. Pfahlwurzel zu bilden, aus welcher, so lange sie selbst noch in die Länge wächst, die Seitenwurzeln in akropetaler Richtung zahlreich hervortreten; hört später ihr Längenwachsthum auf, so entstehen auch Adventivwurzeln zwischen den vorigen aus ihr, die gleich diesen sich kräftig entwickeln und Seitenwurzeln in mehreren Generationen erzeugen können; so entsteht ein mächtiges Wurzelsystem, dessen Centrum die primäre Hauptwurzel des Keims ist und das ebenso lange andauert wie der Stamm selbst; durch nachträgliches Dickenwachsthum nimmt der Hauptstamm (wie dessen Zweige) die Form eines schlanken aufrechten Kegels an, dessen Basis auf der Basis des umgekehrten Kegels ruht, den die ebenfalls sich verdickende Hauptwurzel darstellt. Während diese hier in schematischer Einfachheit angedeuteten Vorgänge bei den Coniferen fast ausnahmslos auftreten, kommen dagegen bei den Dicotylen auch häufig Abweichungen vor, welche den bei den Monocotylen genannten ähnlich sind; die primäre Axe stirbt bald nach der Keimung oder am Ende der ersten Vegetationsperiode, oft sammt der Hauptwurzel ab, während die Axelsprosse der Cotyledonen oder höherer Blätter das Leben des Individuums übernehmen; so tritt z. B. bei Dahlia variabilis am Schluss der ersten Vegetationsperiode der Keimpflanze eine kräftige Wurzel seitlich aus dem hypocotylen Glied hervor, die dann knollig anschwillt: das primäre Wurzelsystem und die epicotyle Axe verschwindet, und es bleibt nur die neue Wurzel, das hypocotyle Glied und die Axelknospen der Cotyledonen für die Fortsetzung der Vegetation übrig; noch auffallender ist es bei Ranunculus Ficaria, wo nach der Entwicklung der Hauptwurzel eine knollig anschwellende Seitenwurzel unter der primären Keimaxe (von einer Coleorrhiza umgeben) entsteht und sammt dieser sich erhält, während jene und die ersten Blätter verderben. Unter den zahlreichen hierher gehörigen Fällen mag noch auf Physalis Alkekengi, Mentha arvensis, Bryonia alba, Polygonum amphibium, Lysimachia vulgaris hingewiesen sein [1]). Den Dicotylen fehlt die bei den Monocotylen so häufige Zwiebelbildung nicht, wenn sie auch nicht häufig vorkommt (Oxalisarten), dafür treten desto häufiger Knollen, als Anschwellungen unterirdischer Zweige, Stolonen oder dünne oder dicke Rhizome auf: auch die große Mehrzahl der Dicotylen sind unterirdisch perennirende Pflanzen, die ihre

1) Das obige nach Irmisch's ausführlichen Darstellungen in dessen Beiträgen zur vgl. Morphol. der Pflanzen-Halle 1854, 1856, Bot. Zeit. 1861 und anderwärts.

Laub- und Blüthensprosse periodisch emporsenden, um sie nach Ablauf je einer Vegetationsperiode absterben zu lassen (»einzuziehen«). In allen solchen Fällen, wo das primäre Wurzelsystem der Keimpflanze zu Grunde geht, entwickeln sich wiederholt neue Wurzeln aus den Stammtheilen, und die Fähigkeit der meisten Dicotylen, aus diesen, zumal wenn sie feucht und dunkel gehalten werden, Wurzeln zu bilden, gestattet ihre Fortpflanzung aus Zweigen und Zweigstücken fast beliebiger Art. Manche Arten klettern vermöge der regelmäßig aus dem dünnen, einer Stütze bedürftigen Stamm hervortretenden Wurzeln, wie der Epheu, andere senden Ausläufer weithin, deren Knospe einen neuen Stock bildet, während der so entstehende Stamm sich bewurzelt (Fragaria) u. s. w.; im Allgemeinen ist auch in dieser Klasse die Reihenfolge im Auftreten neuer Wurzeln aus dem Stamm eine akropetale, nur kommen sie meist erst weit hinter der fortwachsenden Knospe zum Vorschein, bei vielen Cacteen aber nicht selten dicht unter dieser.

5) Die Verzweigung. Bezüglich der Verzweigung ist zu unterscheiden zwischen den radiären und den dorsiventralen Organen. Bei den radiären Organen ist die normale monopodiale Auszweigung axillär, die Seitensprosse entspringen in dem Winkel, den die Mediane des Blattes mit dem darüber stehenden Internodium bildet; innerhalb des vegetativen Stockes wird an jeder Blattaxel wenigstens ein Seitenspross angelegt, wenn auch bei weitem nicht sämmtliche Axelknospen zur Entfaltung gelangen; zuweilen entstehen über dem eigentlichen ursprünglichen Axelspross noch andere in einer Längsreihe, so z. B. über den Laubblattaxeln bei Aristolochia Sipho, Gleditschia, Lonicera, über den Axeln der Cotyledonen von Juglans regia, des geförderten Cotyledons von Trapa. Bei Holzpflanzen wird nicht selten die zur Überwinterung bestimmte Axelknospe von der Basis des Blattstiels so umwachsen, dass sie erst nach dem Abfallen desselben sichtbar wird, wie bei Rhus typhinum, Virgilia lutea, Platanus u. a. (intrapetiolare Knospen). — Außer der gewöhnlichen axillären Verzweigung sind einige Fälle zwar seitlicher, monopodialer, aber extraaxillärer Verzweigung bei Dicotylen bekannt; dahin gehört die Entstehung der Rankenzweige von Vitis und Ampelopsis, welche unterhalb des Vegetationspunktes, dem jüngsten Blatte gegenüber, etwas später als dieses aus dem Mutterspross hervortreten (nach Naegeli und Schwendener); bei Asclepias syriaca u. a. steht unterhalb der terminalen Inflorescenz ein vegetativer Seitenzweig zwischen den Insertionen der Laubblätter, die selbst noch Axelsprosse stützen.

Bei den dorsiventralen Organen ist die Verzweigung[1]) dagegen gewöhnlich eine extraaxilläre. Dorsiventral verzweigte Organe, die bei den

1) Vgl. Goebel, Über die Verzweigung dorsiventraler Sprosse, Arb. des Bot. Inst. zu Würzburg. II. Bd. 1. Heft.

Thallophyten Muscineen und Farnen sehr häufig sind, kommen bei den Dicotylen in der vegetativen Region nur selten vor. So sind z. B. die oben erwähnten Utricularien dorsiventrale Pflanzen. Der Stamm trägt auf seinen Flanken je eine Blattreihe, auf seiner Rückenseite Seitenknospen von verschiedener Ausbildung, die also nicht in den Axeln von Blättern stehen. Häufiger sind dorsiventrale Organe in der Blüthenregion, bei Inflorescenzen. So bei manchen Urticaceen (s. o.), wo die Blüthen nur auf der Rückenseite der Inflorescenzaxe stehen, ferner bei den Borragineen, an deren Inflorescenzen auf den Flanken wie bei Utricularia Blätter stehen, während über jedem Blatt auf der Rückenseite der Inflorescenzaxe eine Blüthe entspringt (z. B. Anchusa).

Das nicht seltene Fehlen der Deckblätter in radiären Inflorescenzen darf nicht in dieselbe Kategorie mit den genannten Fällen extraaxillärer Verzweigung gestellt werden; dort sind in der Nähe der extraaxillären Seitenzweige große Blätter vorhanden, hier dagegen wie bei den Cruciferen, im Köpfchen vieler Compositen, ist die Blattbildung der sich verzweigenden (die Blüthen oder Inflorescenzzweige tragenden) Axe selbst überhaupt unterdrückt, es sind keine Blattaxeln vorhanden, neben denen die Zweige stehen könnten; sie entstehen aber so, als ob Blätter wirklich da wären. Über diese Abänderung der Verzweigungsverhältnisse bei dem Übergang aus den vegetativen in die florale Region, so wie auch über die häufige Verschiebung der Deckblätter auf ihren Axelspross hinauf ist das p. 465 Gesagte zu vergleichen.

Adventivsprosse gehören, wie bei den Phanerogamen überhaupt, auch bei den Dicotylen zu den Seltenheiten; sehr bekannt sind die gewöhnlich an den Blatträndern (in deren Einkerbungen) von Bryophyllum calycinum exogen entstehenden, die dann als Brutknospen einer weiteren Entwicklung fähig sind; bei Begonia coriacea finden sich zuweilen Adventivknospen in Form kleiner Zwiebeln auf der schildförmigen Blattfläche da, wo die Hauptnerven ausstrahlen (nach Peterhausen)[1]. Über die Adventivsprosse an den Blättern von Utricularia vgl. Pringsheim's cit. Abhandlung. Häufiger entspringen Adventivsprosse aus Wurzeln (Linaria vulgaris, Cirsium arvense, Populus tremula, Pyrus malus u. v. a. Hofmeister). Die aus der Rinde älterer Baumstämme hervortretenden Sprosse dürfen nicht ohne Weiteres für Adventivknospen gehalten werden, da sich die zahlreichen ruhenden Knospen der Holzpflanzen lange versteckt lebensfähig erhalten können.

6) Die Blätter der Dicotylen zeigen in ihren Stellungs- und Form-

1) Beiträge zur Entwicklung der Brutknospen (Hameln 1869), wo auch verschiedene Beispiele von Axelsprossen, die sich zu abfallenden Brutknospen bei Dicotylen entwickeln, besprochen sind; so Polygonum viviparum, Saxifraga granulata, Dentaria bulbifera, Ranunculus Ficaria.

verhältnissen eine größere Mannigfaltigkeit, als die aller anderen Pflanzenklassen zusammengenommen. Das gewöhnlich mit einem zweigliedrigen Cotyledonarquirl der Keimpflanzen beginnende Stellungsverhältniss setzt sich entweder in decussirten Paaren fort oder geht in alternirend zweizeilige oder in mehrgliedrig verticillirte oder in schraubige Stellungen der verschiedensten Divergenzen über. Einfachere Stellungsverhältnisse, zumal die Decussation zweigliedriger Quirle, sind gewöhnlich in ganzen Familien constant, complicirtere Verhältnisse meist inconstant. Die Axelsprosse beginnen gewöhnlich mit einem Paar opponirter oder verschieden hoch entspringender Blätter, die rechts und links von der Mediane des Mutterblattes stehen.

Von den Blattformen, auch abgesehen von den Formationen der Schuppen (Niederblätter an unterirdischen Stammtheilen und Hüllschuppen der Dauerknospen), Hochblätter und Blüthenphyllome, in Kürze einen Überblick zu geben, ist einfach unmöglich; hier mögen nur einige derjenigen Formenverhältnisse der Laubblätter genannt werden, die den Dicotylen allein oder vorwiegend eigenthümlich sind. Gewöhnlich gliedern sich die Laubblätter in einen dünnen Stiel und eine flache Lamina; diese ist sehr häufig verzweigt, d. h. gelappt, gefiedert, zusammengesetzt, zertheilt; auch wo sie eine einheitliche Platte darstellt, ist die Neigung zur Verzweigung gewöhnlich durch Einkerbungen, Zähne, Ausschnitte am Rande angedeutet. Die Verzweigung der Lamina ist monopodial. — Die scheidenförmige, stengelumfassende Basis ist bei den Dicotylenblättern nicht häufig (Umbelliferen), dafür treten desto öfter Nebenblätter (stipulae) auf. Als besonders eigenthümlich ist die nicht seltene Verschmelzung opponirter Blätter in eine vom Stengel durchbohrte Lamelle zu erwähnen (Lamium amplexicaule, Dipsacus fullonum, Silphiumarten, Lonicera Caprifolium, manche Eucalyptus u. a.), ebenso die rechts und links von der Blattinsertion hinablaufenden Laminastreifen, durch welche die geflügelten Stengel von Verbascum thapsiforme, Onopordon u. a. ausgezeichnet sind; auch das nicht selten vorkommende schildförmige Laubblatt (folium peltatum) findet sich kaum in einer anderen Klasse in so ausgeprägter Form (Tropaeolum, Victoria regia u. a.). Die Fähigkeit der Dicotylen, ihre Laubblätter den verschiedensten Lebensverhältnissen entsprechend zu Organen der verschiedensten Funktion auszubilden, zeigt sich besonders auffallend in dem so häufigen Vorkommen von Blattranken und Blattdornen, noch mehr in der Schlauchbildung der Nepenthen, Cephaloten, Saracenien.

Die Nervatur der Laubblätter (abgesehen von den dicken Blättern der Fettpflanzen) ist durch die zahlreichen auf der Unterseite vortretenden Nerven und durch die zahlreichen, krummlinigen Anastomosen derselben mittels feiner, im Mesophyll selbst verlaufender Gefäßbündel ausgezeichnet. Der Mittelnerv, der das Blatt meist in zwei symmetrische, zuweilen jedoch auch in sehr unsymmetrische Hälften theilt, giebt nach rechts

und links seitliche Nerven ab; oft entspringen von der Basis der Lamina aus rechts und links vom Medianus noch je ein, zwei, drei starke Nerven, die sich ähnlich wie jener verhalten. Das ganze System der vorspringenden Nerven eines Laubblattes verhält sich wie ein monopodial angelegtes in einer Fläche entwickeltes Verzweigungssystem, dessen Zwischenräume mit grünem Mesophyll ausgefüllt sind, in welchem die zu einem kleinmaschigen Netzwerk verbundenen Anastomosen liegen; innerhalb der Maschen entspringen meist noch feinere Bündel, die dann im Mesophyll blind endigen. Bei den schuppenförmigen oder häutigen Niederblättern, Hochblättern und Hüllblättern der Blüthe fehlen die vorspringenden Nerven meist, die Nervatur ist einfacher und gleicht mehr der der Monocotylen.

Von den Schuppenblättern, welche die Knospen der dicotylen Holzgewächse gewöhnlich während der Ruheperiode umhüllen, lässt sich nachweisen[1]), dass dieselben nichts anderes sind, als Verkümmerungsformen von Laubblättern, die auf verschiedenen Entwicklungstufen der Laubblattanlage eintreten. Meist ist dann die Anlage der Blattspreite verkümmert, während der untere Theil der Laubblattanlage (der Blattgrund) sich stärker entwickelt. Dass es sich hier nur um eigenthümliche modificirte Laubblattanlagen handelt, geht auch daraus hervor, dass man experimentell die Blattanlagen, die normal zu Schuppenblättern (Knospenschuppen etc.) werden, veranlassen kann, sich zu normalen Laubblättern zu entwickeln.

7) Die Blüthe[2]). Bei der großen Mehrzahl der Dicotylen sind die Blüthentheile in Kreise geordnet, die Blüthen cyklische, nur bei einer verhältnissmäßig geringen Anzahl von Familien (Ranunculaceen, Magnoliaceen, Calycantheen, Nymphaeaceen, Nelumbieen) sind sie sämmtlich oder zum Theil spiralig gestellt (acyklisch oder hemicyklisch).

Die cyklischen Blüthen haben meist fünfgliedrige, seltener viergliedrige Kreise, die beide innerhalb derselben natürlichen Verwandtschaftsgruppen angetroffen werden; drei- und zweigliedrige Blüthenkreise, oder Zusammenstellungen von zwei- und viergliedrigen sind weit seltener als die fünfgliedrigen und gewöhnlich charakteristisch für kleinere Gruppen des natürlichen Systems.

Fünf- oder viergliedrige Blüthen bestehen gewöhnlich aus vier Kreisen, die als Kelch, Corolle, Androeceum, Gynaeceum ausgebildet sind; bei drei- und zweigliedrigen Blüthen ist die Zahl der Kreise viel variabler, nicht selten werden dann zwei oder mehr Kreise auf je eine Formation ver-

---

1) Goebel, Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Blattes. Bot. Ztg. 1880.

2) »Die hier folgenden Blüthendiagramme sind zum Theil nach eigenen Untersuchungen, vorwiegend aber nach den entwicklungsgeschichtlichen Angaben Payer's und mit Benützung der Flora von Doll entworfen. — Die unter den Diagrammen stehenden Figuren sollen Zahl und Verwachsung der Carpelle sowie die Placentation von Pflanzen andeuten, deren Diagramm im Übrigen dasselbe ist«. (Sachs, IV. Aufl.)

wendet, während bei den erstgenannten die Vermehrung der Kreise fast nur auf das Androeceum beschränkt ist.

Nicht selten fehlt die Corolle, die Blüthen heißen dann apetale.



Fig. 381. Caprifoliaceen; *A* Leycesteria, *a* Lonicera, *b* Symphoricarpus.

Fig. 382. Parnassia.

Fig. 383. *A* Campanula, *a* Lobelia.

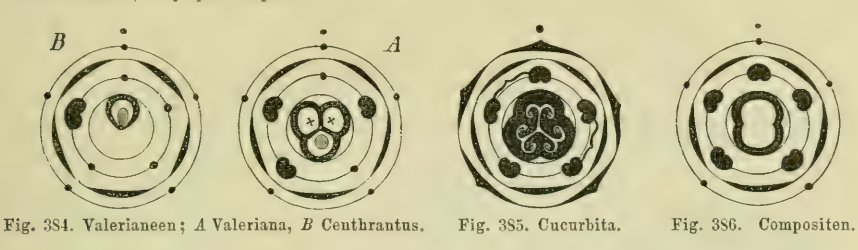


Fig. 384. Valerianeen; *A* Valeriana, *B* Centhrantus.

Fig. 385. Cucurbita.

Fig. 386. Compositen.



Fig. 387. Manche Rubiaceen.



Fig. 388. Plantagineen.



Fig. 389. Oleaceen.



Fig. 390. Menispermeen.

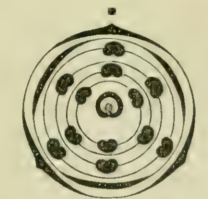


Fig. 391. Cinnamomum.

Sind Kelch und Corolle vorhanden, so bestehen sie fast immer (nicht z. B. bei Papaver) aus gleicher Gliederzahl, aber ohne Rücksicht auf die Zahl der Kreise, es kann z. B. der Kelch aus zwei zweigliedrigen decussirten, die Corolle aus einem viergliedrigen Kreise bestehen: Cruciferen. Sind Androeceum und Hülle (gleichgiltig, ob diese nur aus dem Kelch oder aus Kelch und Corolle besteht) in einer Blüthe vorhanden, so sind sie meist gleichzählig (isostemone Blüthen), häufig sind aber auch mehr,

seltener weniger Staubfäden als Hüllenglieder vorhanden (anisostemone Blüthen)[1]. Bei fünf- und viergliedrigen Blüthen ist die Zahl der Carpelle meist kleiner als fünf oder vier, bei drei- und zweigliedrigen sowie bei spiraligen sind nicht selten mehr Carpelle vorhanden.

Man sieht schon aus diesen wenigen Andeutungen, dass die Zahlen- und Stellungsverhältnisse in den Blüthen der Dicotylen sehr mannigfaltig sind, sie lassen sich nicht, wie die der Monocotylen mit wenigen Ausnahmen, auf einen Typus zurückführen. Selbst die Aufstellung verschiedener Typen für ebenso viele größere Gruppen ist mit manchen Unsicherheiten verbunden, da es für die Zurückführung mancher Blüthenformeln auf allgemeinere Formeln oft an der Kenntniss der Entwicklung fehlt; zudem hat die viel zu weitgehende Anwendung der Spiraltheorie der Blattstellung auch auf cyklische Blüthen das Verständniss derselben vielfach erschwert und Zweifel geschaffen, wo solche ohne jene Theorie nicht zu finden sind.

Für die große Mehrzahl der Dicotylen lässt sich die Blüthenformel: $Kn\,Cn\,An(+n+..)\,Gn(-m)$ aufstellen; sie gilt für die meisten fünfgliedrigen und ächten viergliedrigen und achtgliedrigen (z. B. Michauxia) Blüthen, so dass also $n=5$ oder $n=4$ (resp. 8) ist; im Androeceum ist eine unbestimmte Anzahl von (alternirenden) Kreisen angenommen, $An(+n+..)$, um auch die große Zahl von Blüthen, deren Androeceum mehr als einen Kreis enthält (z. B. Fig. 392), mit zu umfassen; die Bezeichnung des Gynaeceums $Gn(-m)$ soll andeuten, dass sehr häufig weniger als 5, resp. 4 (oder 8) Carpelle vorhanden sind; m kann alle Werthe von 0 bis n haben. Sehr häufig bei der Mehrzahl der Gamopetalen und anderwärts sind nur zwei Carpelle vorhanden; sie stehen in diesem Fall median hinten und vorn; unter der Annahme, dass das Gynaeceum typisch fünfgliedrig alternirend und nur durch Abortus zweigliedrig geworden ist, müsste aber höchstens eines median vorn, das andere schief hinten stehen; eine ähnliche Schwierigkeit ergiebt sich auch zuweilen bei dreigliedrigem und eingliedrigem Gynaeceum. Es würde zu weit führen, die Gründe zu entwickeln, die manche dennoch bestimmen, die aufgestellte Formel auch für das Gynaeceum derartiger Blüthen gelten zu lassen; es sei nur erwähnt, dass in den verschiedensten Familien und Ordnungen, wo sonst weniger als fünf Carpelle vorkommen, auch Arten oder Gattungen mit den typischen fünf auftreten.

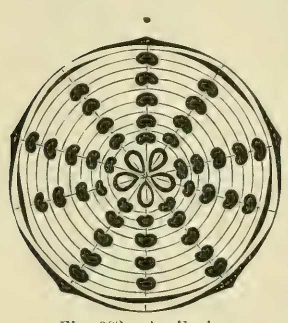


Fig. 392. Aquilegia.

Die Diagramme Fig. 381—403 bieten eine Auswahl von Fällen, welche

---

1) Vgl. oben pag. 474 das über die diplostemonen und obdiplostemonen Blüthen Gesagte.

sich, wenn man auf die eben angedeuteten Bedenken keine weitere Rücksicht nimmt, der allgemeinen Formel unterordnen, die hier den einfacheren Ausdruck *Kn Cn An Gn* (— *m*) annimmt: dass die durch Punkte in den drei äußeren Kreisen angedeuteten leeren Stellen abortirten Gliedern (in dem schon mehrfach angegebenen Sinne) entsprechen, kann nach der Vergleichung mit nahe verwandten Formen kaum zweifelhaft sein, wenn auch die betreffenden Glieder so vollständig fehlen, dass selbst frühe Entwicklungszustände der Blüthe nichts mehr von ihnen aufweisen: es gilt dies auch von den zur typischen Anzahl fehlenden Carpellen; doch kommen andere Fälle vor, wo wie bei Rhus Fig. 393 gewisse Glieder, hier zwei von den drei erscheinden Carpellen, erst während der weiteren Entwicklung schwinden: von den drei Carpellen werden nämlich zwei nur als Griffel oder Narben entwickelt, und eines nur im Obertheil. Besonders



Fig. 393. Rhus (Anacardieen).

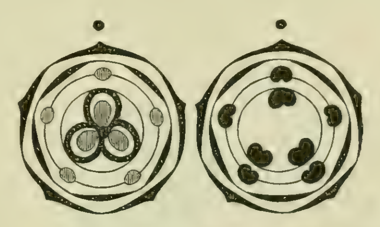


Fig. 394. Crozophora, links weiblich, rechts männlich (Euphorbiaceen).



Fig. 395. Fünfgliedrige Ericaceen, Epacrideen.



Fig. 396. Aesculus (Hippocastaneen).

lehrreich bezüglich der hier einschlägigen Verhältnisse ist Crozophora tinctoria (Fig. 394), deren Blüthen dadurch diklinisch werden, dass bei den einen (den weiblichen) die Stamina als sterile Staminodien sich ausbilden (was als der erste Schritt zum Abortus zu betrachten ist), während bei den anderen (den männlichen Blüthen) die drei Carpelle durch drei fruchtbare Staubblätter ersetzt werden (Payer).

In der Einleitung zu den Angiospermen wurde schon auf die Interponirung eines Kreises von Staubfäden zwischen die Glieder eines früher aufgetretenen hingewiesen und erwähnt, dass in den sogenannten obdiplostemonischen Blüthen die epipetalen Staubblätter nach einigen Angaben früher entstehen, als die episepalen. Eine obdiplostemonische Blüthe zeigt z. B. Fig. 395. Die schraffirten Staubblätter sind die epipetalen, und

stehen weiter nach außen, als die episepalen. Ebenso ist es bei den meisten Gruinales, unter denen die Balsamineen aber nur die typischen fünf, die Lineen und die Gattung Erodium zwischen diesen noch fünf rudimentäre interponirte Stamina aufweisen, während bei Peganum Harmala und Monsonia die Glieder des interponirten und weiter nach außen stehenden Kreises sich verdoppeln. Von besonderem Interesse ist in dieser Hinsicht die Ordnung der Aesculineen, insofern in verschiedenen Familien derselben der interponirte Staminalkreis unvollständig bleibt (Acerineen, Hippocastaneen Fig. 396), so dass die Gesammtzahl der Staubfäden also kein Multiplum der typischen Grundzahl (hier fünf) ist. Unter den fünfgliedrigen Blüthen sind noch die Lythrarieen, Crassulaceen und Papilionaceen, unter den viergliedrigen die Oenothereen zu erwähnen, bei denen die Interponirung je eines vollzähligen Staubblattkreises stattfindet.

Eine der merkwürdigsten Abweichungen von den gewöhnlichen Verhältnissen macht sich bei nicht wenigen Familien der Dicotylen darin geltend, dass der einfache Staubblattquirl dem der Corolle superponirt ist, wie in Fig. 397, 398 (außerdem bei den Rhamneen, Celastrineen, den fünfmännigen Hypericineen, Tilia, manchen Obdiplostemonen); PFEFFER[1]) zeigte, dass die beiden superponirten Kreise bei den Ampelideen gesondert und in akropetaler Ordnung entstehen, dass sie dagegen bei den Primulaceen in Form von fünf Höckern auftreten, deren jeder ein Stamen bildet, und erst später nach außen ein Blumenblatt hervorwachsen lässt. In diesen Fällen hat man keine hinreichende Ursache zu der Annahme, dass ein alter-



Fig. 397. Primulaceen.

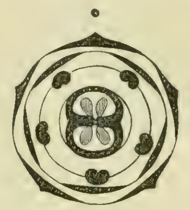


Fig. 398. Vitis (Ampelideen).

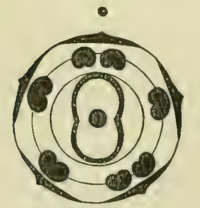




Fig 399. Scleranthus.

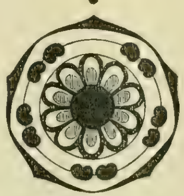


Fig. 400. Phytolacca.



Fig. 401. Celosia.

nirender Kreis zwischen den beiden superponirten ausgefallen sei, in anderen Fällen ist diese Annahme jedoch gerechtfertigt oder sehr wahrscheinlich; so kommen in der Ordnung der Centrospermen (Caryophyllinen) Familien, Gattungen und Arten vor, denen die Blumenkrone fehlt, und wo

1) PFEFFER, Zur Blüthenentwicklung der Primulaceen und Ampelideen. PRINGSHEIM's Jahrb. VIII. Bd. pag. 184 ff.

die Staubblätter den Kelchblättern superponirt sind: da in derselben Verwandtschaftsgruppe auch Pflanzen mit Blumenkrone vorkommen, so darf man annehmen, dass sie da, wo sie fehlt, abortirt ist[1]); das Diagramm dieser Pflanzen wird außerdem dadurch complicirt, dass eine Neigung zur Verdoppelung der Stamina (Fig. 399, 400) und selbst der Carpelle sich geltend macht.

Wenn in einer Blüthe mehr Stamina als Kelch- oder Corollenglieder vorkommen, so kann dies, wie bereits erwähnt, einerseits durch Vermehrung der Staminalkreise wie in Fig. 392 stattfinden, oder durch Interponirung neuer Anlagen zwischen schon vorhandene (vgl. oben die Rosaceen Fig. 404) oder durch Vermehrung der Staubblattanlagen bei abnehmender Größe derselben (s. pag. 473, Potentilla, Rubus) oder durch Verdoppelung der Stamina (Dédoublement), wie Fig. 399 zeigt; diese Fälle sind wohl zu unterscheiden von denen, wo eine größere Zahl von Staub-



Fig. 402. Candollea (Dilleniacen),



Fig. 403. Tilia americana.

fäden durch Verzweigung primordialer Staubblätter entsteht, ein Vorgang, der bei den Dicotylen in verschiedenen Abtheilungen, zuweilen in ganzen Familien constant vorkommt: so z. B. bei den Dilleniaceen Fig. 402, den Tiliaceen Fig. 403, wo jede Gruppe von Antherenzeichen zu einem staminalen Primordium gehört; in diesen Fällen ist die Zahl der Primordien gleich der der Corollen- und Kelchglieder; doch kommt es vor, dass sie kleiner wird als diese (wie bei Hypericum perforatum mit drei Staubblattbündeln in der pentameren Blüthe), dass also eine Vermehrung der Staubfäden mit einer Verminderung der typischen Zahl der Staubblätter verbunden ist.

Viel seltener als die Verzweigung der Stamina ist die der Carpelle; sehr deutlich ausgesprochen findet sie sich bei den Malvaceen, wo typisch fünf Carpelle vorkommen, die sich auch häufig genug (z. B. bei Hibiscus) als solche ausbilden; bei manchen Gattungen jedoch (Malope, Malva, Althaea u. a.) entstehen zunächst fünf primordiale Carpellanlagen in Form niederer Wülste, die aber sehr frühe schon jeder eine größere Zahl von neben einander liegenden Auswüchsen bilden, deren jeder einen Griffel und eine einsamige Nische des eigenthümlich geformten Gynaeceums erzeugt (vergl. Payer, Organogénie Taf. 6—8).

1) Eine andere Deutung bei Eichler. II. pag. 78.

Diese kurzen Andeutungen werden genügend zeigen, welcher Abänderungen die Zahlen- und Stellungsverhältnisse fähig sind, die sich unter den Ausdruck: $Kn\ Cn\ An\ (+n\ ..)\ Gn\ (+m)$ zusammenfassen lassen, der, wie schon erwähnt, vorwiegend die Blüthen mit fünfgliedrigen und ächten viergliedrigen Kreisen umfasst; den rein tetrameren Blüthen schließen sich nicht nur die achtgliedrigen (wie Michauxia), sondern auch solche mit zweigliedrigen Quirlen an, unter denen besonders die Oenotheren zu nennen sind; unter diesen ist z. B. Epilobium nach der Formel $K2 + 2K \times 4A4\,.\,4G4$, Circaea nach der Formel $K2\ C2\ A2\ G2$ gebaut; auch Trapa mit $K2 + 2C \times 4A4\ G2$ ist hierher zu rechnen; obgleich bei Epilobium und Trapa der Kelch von zwei Kreisen gebildet wird, so folgen auf diesen aus zwei decussirten Paaren dargestellten Scheinquirl die folgenden Kreise doch gerade so, als ob es ein ächter viergliedriger Quirl wäre. — Bei anderen zwei- und viergliedrigen Blüthen tritt aber schon eine beträchtlichere Abweichung ein, insofern auf zwei zweigliedrige Hüllkreise, die sich gleichartig als viergliedriger Kelch oder Corolle ausbilden, sogleich ein Staubblattwirtel folgt, der diesem aus zwei decussirten Paaren zusammengesetzten Scheinquirl superponirt ist, wie bei Urtica und anderen Urticaceen und den Proteaceen mit der Formel $K2 + 2A4\ G1$ (Fig. 282).

Unter den zweigliedrigen und den dreigliedrigen Blüthen der Ordnungen Polycarpicae und Cruciflorae, wo sie vorzugsweise vollkommen entwickelt sind, herrscht eine Neigung, zur Bildung des Kelches, der Corolle, des Androeceums und zuweilen selbst des Gynaeceums mehr als je einen Kreis zu verwenden, was sich durch die allgemeine Formel: $Kp\ (+p+\,..\ (Cp\ (+p+\,..)\ Ap\ (+p+\,..)\ Gp\ (+p+\,..))$ ausdrücken lässt; z. B.

Fumariaceen: $K2 + 2\,A\,2 +: G2$

Berberideen:

Epimedium: $K2 + 2C2 + 2A2 + 2G1$

Berberis: $K3 + 3C3 + 3A3 + 3G1$

Podophyllum: $K3\ C3 + 3^2A3^3 + 3G1$.

Cruciferen: $K2 + C2 \times 4A2 + 2^2G2\ (+2)$.

Sehr mannigfaltige Beispiele für diese allgemeine Formel bietet die Familie der Menispermeen, bei denen die Kreise bald drei-, bald zweigliedrig sind, zuweilen sogar in einer Blüthe zwei- und dreigliedrige vorkommen, und wo fast jedes beliebige Glied durch Abortus verschwinden kann[1].

Neben den hier genannten dreigliedrigen Blüthen giebt es aber auch solche, die sich der zuerst betrachteten allgemeinen Formel $Kn\ Cn\ An\ (+n)\ Gn\ (-m)$ anschließen, wie z. B. Rheum mit $K3\ C3\ A3 + 3G3$; noch andere

1) Vgl. Payer, Organogénie. Taf. 45—49; Eichler, Blüthendiagramme. II. pg. 139, wo die Frage nach der Zulässigkeit einer Annahme von Abortus für diese Familie näher erörtert ist.

dreigliedrige Blüthen scheinen aber einem dritten Typus anzugehören, wie Asarum mit $K3\,A3 + 6G6$.

Wenn die Anzahl der Kreise im Androeceum sich beträchtlich steigert, so geschieht es nicht selten, dass dann auch die Gliederzahl der Kreise sich ändert und verwickelte Alternation derselben eintritt; Blüthen von sonst ganz verschiedenem Bau verhalten sich in dieser Beziehung ähnlich, wie die Papaveraceen einerseits, die Cistineen und viele Rosaceen (Fig. 404) andrerseits zeigen.

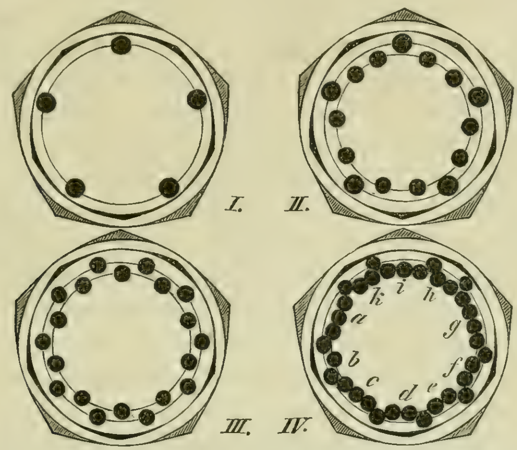


Fig. 404. Staubblattstellung einiger Rosaceen. *I* Blüthe mit dem obern Theil einer Inflorescenz von grimonia Eupatoria (auch Sibbaldia), *II* Agrimonia odorata, *III* Potentilla-Arten, *IV* Rubus Idaeus (Einzelfall) vgl. p. 473.

Wie bei den Monocotylen geht auch bei vielen Dicotylen die Vereinfachung der Blüthen oft so weit, dass jede einzelne entweder nur aus einem Fruchtknoten mit einem oder einigen Staubblättern, oder bei diklinischer Ausbildung gar nur aus je einem Fruchtknoten und je einem oder mehreren Staubblättern besteht, während das Perigon entweder ganz fehlt, wie bei den Piperaceen, oder ein napfartiges Gebilde (Populus, Cannabineen ♀) oder auf haarähnliche Schuppen zwischen den verschiedene Blüthen repräsentirenden Geschlechtstheilen reducirt ist (Platanus). Derartige Blüthen sind gewöhnlich sehr klein und meist in reichblüthige Inflorescenzen (Köpfchen, Ähren, Kätzchen) dicht zusammengedrängt. In manchen Fällen kann es selbst fraglich erscheinen, ob man einen Blüthenstand oder eine einzelne Blüthe vor sich hat, wie bei der Gattung Euphorbia[1]).

Die Ausbildung der einzelnen Blüthentheile und die Gesammtform der Blüthen im entwickelten Zustand ist so mannigfaltig, dass sich kaum etwas

1) Jetzt ist wohl die eine Zeitlang viel discutirte Frage, ob das »Cyathium« von Euphorbia als Inflorescenz oder als Blüthe zu bezeichnen sei, als zu Gunsten der ersteren Auffassung entschieden zu betrachten.

Allgemeines darüber aussagen lässt. Den Dicotylen eigenthümlich ist das Auftreten perigynischer Blüthen und, was auf ähnlichen Wachsthumsvorgängen basirt, das Vorkommen ausgehöhlter Inflorescenzaxen (Feige und ähnliche Bildungen) und der Cupula in einzelnen Familien.

8) Die Samenknospen zeigen bei den verschiedenen Abtheilungen der Dicotylen alle die Verschiedenheiten, welche in der Einleitung (p. 431 ff.) bereits erwähnt worden sind; häufig ist hier, zumal bei den Gamopetalen, der Nucellus nur mit einem Integument umhüllt, das dann oft vor der Befruchtung sehr dick ist, andererseits kommt aber auch das dritte Integument, der Samenmantel, hier weit häufiger vor, als bei den Monocotylen; sind zwei Integumente vorhanden, so betheiligt sich, abweichend von den meisten Monocotylen, das äußere an der Bildung der Mikropyle, es umschließt den Eingang zu dieser, das Exostom. — Bei manchen Schmarotzern sind die Samenknospen rudimentär, bei vielen Balanophoren auf einen nackten, wenigzelligen Knospenkern reducirt, bei den Loranthaceen (wo sie auf einer freien Central-Placenta entspringen) mit dem Gewebe der Blüthenaxen im unterständigen Fruchtknoten verschmolzen.

9) Der Embryosack[1]) verhält sich bei der Mehrzahl der Dicotylen vor und nach der Befruchtung ähnlich wie bei den Monocotylen, das Endosperm wird meist durch freie Zellbildung angelegt und durch wiederholte Theilungen der so entstandenen primären Zellen zu einem mehr oder minder massigen Gewebe umgebildet, welches entweder sehr früh schon, vor Entstehung des vielzelligen Embryokügelchens, oder erst später den Embryosack erfüllt. Bei einer sehr beträchtlichen Anzahl von Familien, welche ganz verschiedenen Gruppen angehören, zeigt aber der Embryosack einerseits auffallende Wachsthumserscheinungen, oft vor der Befruchtung namhafte Verlängerung bis zur dünnen Schlauchform und nach der Befruchtung das Austreiben einzelner oder zahlreicher blinddarmartiger Aussackungen, welche seitlich in das Gewebe des Kerns und der Integumente zerstörend eindringen oder selbst frei aus der Samenknospe hervortreten (Pedicularis, Lathraea, Thesium u. a.); andrerseits wird bei derartigen Pflanzen das Endosperm durch Theilung angelegt. Dabei treten nach Hofmeister folgende Verschiedenheiten hervor: »der ganze Innenraum des Embryosackes verhält sich als Anfangszelle des Endosperms bei den Asarineen, Aristolochiaceen, Balanophoreen, Pyrolaceen, Monotropeen; die erste Theilung des Sackes erfolgt durch eine ihn in zwei ziemlich gleiche Hälften scheidende Wand, deren jede einen Zellkern einschließt, und deren jede mindestens noch einmal Tochterzellen bildet. — Dagegen nimmt die Anfangszelle des Endosperms das obere Ende des Embryosackes ein; es erscheint der eben

1) Hofmeister, Jahrb. für wissensch. Bot. I, p. 185 und Abhandl. der Kgl. Sächs. Ges. d. Wiss. VI, p. 536. — Strasburger: Die Angiospermen und die Gymnospermen, und Über Zellbildung und Zelltheilung.

befruchtete Embryosack durch eine Querwand in zwei Hälften geschieden, deren obere durch eine Reihe von Zweitheilungen zum Endosperm sich umwandelt, während in der unteren keine solche Zelltheilung stattfindet bei Viscum, Thesium, Lathraea, Rhinanthus, Mazus, Melampyrum, Globularia; — sie (die Anfangszelle des Endosperms) füllt die Mittelgegend des Embryosackes aus bei Veronica, den Labiaten, Nemophila, Pedicularis, Plantago, Campanula, Loasa; das untere Ende desselben bei Loranthus, Acanthus, Catalpa, Hebenstreitia, Verbena, Vaccinium.« — Bei Nymphaea, Nuphar, Ceratophyllum wird das obere Ende des Embryosackes bald nach der Befruchtung durch eine Querwand von dem übrigen Raum abgeschieden, und nur in jenem oberen, auch den Eiapparat einschließenden Theile findet die weitere Bildung von Tochterzellen (Endosperm) statt; diese Endospermbildung ist aber von der der oben aufgezählten Pflanzen dadurch verschieden, dass sie in der oberen Theilhälfte des Embryosackes durch freie Zellbildung eingeleitet wird (Hofmeister).

Mit Ausnahme von Cuscuta, deren Endosperm durch freie Zellbildung entsteht, gehört zu den Pflanzen, deren Endosperm durch Theilung gebildet wird, die weit überwiegende Mehrzahl der ächten Parasiten und der Humusbewohner.

Nur schwache Andeutungen von Endospermbildung finden sich bei Tropaeolum und Trapa (nach Hofmeister).

10) Die Embryobildung der Dicotylen wurde schon in der Einleitung zu den Angiospermen im Wesentlichen erläutert; hier ist nur noch hervorzuheben, dass bei den chlorophyllfreien Schmarotzern und einigen Humusbewohnern die Samenreife eintritt, bevor der Embryo über den Zustand eines äußerlich noch ungegliederten rundlichen Gewebekörperchens hinausgediehen ist (Monotropa, Pyrola, Balanophoreen, Rafflesiaceen, Orobanche). Auch bei nicht schmarotzenden Pflanzen findet sich die Eigenthümlichkeit, dass der Embryo zur Zeit, wo der Samen abfällt (»reif« ist), noch sehr wenig entwickelt ist und seine volle Ausbildung erst während der Samenreife erreicht. So z. B. bei Erigenia bulbosa[1]). Es erinnert dies an die für Gingko oben geschilderten Verhältnisse.

Anmerkung. Als Beispiel für die Mannigfaltigkeit, in welcher sich die Vegetationsorgane der Dicotylen ausbilden können, mögen hier noch die Podostemoneen genannt sein: eine Familie dicotyler tropischer Wasser- (Fluss-) pflanzen, deren Angehörige oft täuschend Lebermoos-ähnlichen Habitus annehmen. Prächtige Habitusbilder dieser höchst interessanten Gruppe finden sich in Tulasne's Monographie derselben[2]), entwicklungsgeschichtliche und anatomische Untersuchung einiger Formen haben neuerdings Cario[3]) und besonders Warming[4]) gegeben. Spaltöffnungen besaßen die von Warming unter-

1) Hegelmaier: Vgl. Unters. über Entw. dicotyler Keime (p. 144). Auch für die (selten ausgebildeten) Samen von Ranunculus Ficaria giebt Irmisch ein ähnliches Verhältniss an.

2) Tulasne, Monographia Podostemacearum (Archives du Muséum. VI, 1852).

3) Anatomische Untersuchung der Tristicha hypnoïdes. Bot. Ztg. 1881.

4) Familien Podostemaceae, forste Afhandling: Podostemon Ceratophyllum,

suchten Formen überhaupt nicht, bei diesen wie bei Tristicha u. a. finden sich in den Zellen eigenthümliche Kieselconkretionen. Die Wurzeln haben bei Tristicha gar keine, bei den von WARMING untersuchten Arten eine wenig stark und etwas einseitig entwickelte Haube. Sie sind am Substrat befestigt durch Wurzelhaare und außerdem durch eigenthümliche Klammerorgane (Hapteren WARMING's). Es sind dies wurzelähnliche, zuweilen verzweigte Organe, die aber keine Wurzelhaube besitzen und exogen entstehen, sie bestehen nur aus Parenchym, möglicherweise handelt es sich hier, wie WARMING vermuthet, um eigenthümlich modificirte Wurzeln. — Die Laubsprosse entstehen nun auf den Wurzeln und zwar in akropetaler Reihenfolge und endogen, sie sind dorsiventral gebaut. Die Blätter von Tristicha hypnoides sind einschichtig und erhalten kein Gefäßbündel, auch im Stamme dieser Pflanze werden die Spiralgefäße sofort nach der Anlage wieder zerstört. — Merkwürdig ist, dass die hier kurz erwähnten Verhältnisse auch bei manchen Parasiten oder Saprophyten wiederkehren: so die endogene Anlage der Laubsprosse bei den Wurzeln z. B. bei Monotropa Hypopitys, auch eigenthümliche den Hapteren der Podostemaceen vergleichbare Wurzelmodifikationen kehren bei Parasiten wieder, woraus wohl der Schluss gezogen werden kann, dass man es auch bei den Podostemoneen mit rückgebildeten Formen zu thun hat.

a) Bezüglich der Gewebebildung[1]) beschränke ich mich auch hier auf die Darstellung des Verhaltens der Gefäßbündel (Fibrovasalstränge) und des Dickenwachsthums.

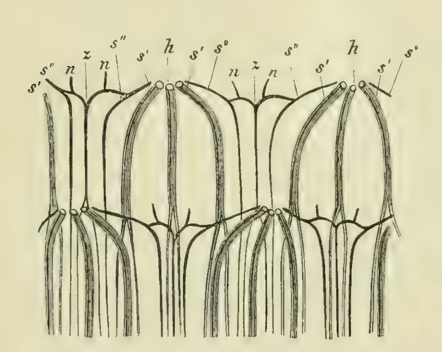


Fig. 405. Sambucus Ebulus; die Blattspurstränge in zwei Internodien; sie liegen in einer Cylinderfläche die auf einer Ebene ausgebreitet ist; jedes Internodium trägt zwei opponirte Blätter, jedes Blatt empfängt aus dem Stamme je einen mittleren Strang $h\ h$ und je zwei starke seitliche Stränge $s'\ s'$; die absteigenden Stränge spalten sich unten, und ihre Schenkel treten in die Zwischenräume der tieferen Stränge ein. Außerdem sind dünnere Stränge $s''\ s''$ vorhanden, die durch horizontale Zweige verbunden sind, aus diesen steigen Stränge $n\ n$ in die Nebenblätter auf. (Nach HANSTEIN).

Abgesehen von einigen einfach gebauten Wasserpflanzen, bei denen ein axiler Fibrovasalcylinder den Stamm durchläuft und im Gipfel desselben sich als stammeigener Strang fortbildet, an welchem sich die später entstehenden Stränge der Blätter anlegen (Hippuris, Aldrovandia, Ceratophyllum, z. Th. auch Trapa), ist es die allgemeine Regel, dass zuerst gemeinsame Stränge entstehen, deren aufsteigende Schenkel in kräftigere Laubblätter meist in Mehrzahl eintreten, um im Blattstiel und Mittelnerv derselben meist isolirt neben einander zu verlaufen[2]) und in der Lamina die Stränge für die Nervatur abzugeben. — Die in den Stamm hinabsteigenden Schenkel, die Blattspurstränge, laufen meist durch mehrere Internodien abwärts, indem sie sich zwischen die oberen Partien älterer Blattspuren einschieben und zuweilen (Fig. 405) spalten, bevor sie sich an die letzteren tiefer unten seitlich anlegen und mit ihnen verschmelzen. Zuweilen (z. B. bei Iberis) erfährt dabei jeder Strang im Stamme eine Drehung immer

---

Mniopsis Wedelliana, Mniopsis Glazioniana (Vidensk. Selsk. Skr. 6. Rackke) mit franz. Résumé. 1881.

1) DE BARY, Vergl. Anatomie. p. 246 ff. u. a. St.

2) Wenn in einen Blattstiel mehrere Stränge eintreten, so bleiben sie für gewöhnlich durch das Grundgewebe weit getrennt; zuweilen aber, wie z. B. bei Ficus carica, ordnen sich die Stränge im Querschnitt des Blattstiels in einen Kreis und bilden einen geschlossenen Hohlcylinder, der das Grundgewebe des Blattstiels in Mark und Rinde scheidet. Im Mark des Blattstiels verlaufen bei der Feige sogar noch einzelne Bündel, wie in manchen Dicotylenstämmen.

nach derselben Seite hin, so dass die sympodial verschmolzenen Blattspuren verschieden hoher Blätter innerhalb der Stammrinde schraubig gewunden emporsteigen; häufig aber laufen sie parallel mit der Axenlinie des Stammes, bis sie am unteren Ende mit tieferen Strängen anastomisiren. — Die Blattspurstränge biegen nicht tief in das innere Gewebe des Stammes ein, sie wenden sich nach abwärts und verlaufen unter sich parallel und von der Stammoberfläche überall gleich weit entfernt, so dass sie in einer mit dieser letzteren concentrischen Schicht liegen, die im Querschnitt als ein Ring erscheint, durch welchen das Grundgewebe in Mark und primäre Rinde geschieden wird; die zwischen den Strängen liegenden Partien des Grundgewebes erscheinen im Querschnitt als radiale Verbindungen beider, als sog. Markverbindungen oder primäre Markstrahlen. Findet ein nachträgliches Dickenwachsthum nicht statt, so hat es bei diesem Verhalten sein Bewenden; gewöhnlich aber, auch bei einjährigen (Helianthus, Brassica u. a.) und immer bei mehrjährigen verholzenden Stämmen und Zweigen, beginnt nach der Streckung der Internodien das nachträgliche Dickenwachsthum; zwischen dem nach außenliegenden Phloëm und dem der Stammaxe zugekehrten Xylem der Blattspurstränge bildet sich je eine Cambiumschicht; die in einem Ring neben einander liegenden Cambiumlagen der anfangs noch durch die Markverbindungen getrennten Stränge vereinigen sich zu einem geschlossenen Cambiumring (Cambiummantel), indem durch Theilungen der zwischenliegenden Zellen der Markverbindungen Interfascicularcambium entsteht, welches die Zwischenräume zwischen den einzelnen Lagen des Fascicularcambiums überbrückt (vergl. Fig. 407). Der so entstandene Cambiumring erzeugt nach außen hin Phloëm-, nach innen hin Xylemschichten, indem er selbst beständig an Umfang zunimmt; alles vom Cambiumring auf der Rindenseite gebildete Gewebe kann nun als secundäre Rinde, alles nach innen hin gebildete Xylem als secundäres Holz bezeichnet werden,

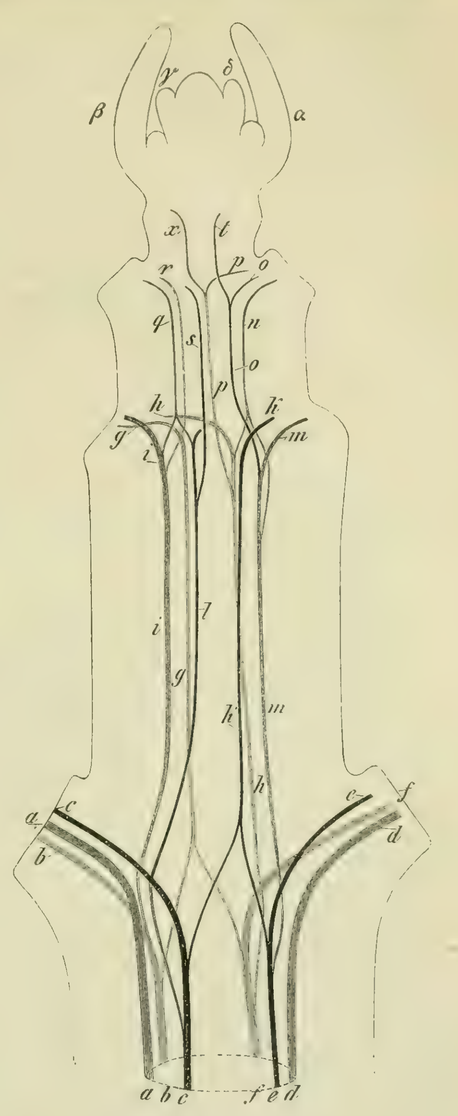


Fig. 406. Clematis Viticella nach Naegeli. Zweigende durch Entfernung der Oberfläche und Einwirkung von Kali durchsichtig gemacht, die Blätter stehen rechtwinklig decussirt. Die zwei jüngsten Paare haben noch keine Blattspuren, in jedes der älteren Blätter (die entfernt sind) gehen drei Stränge. Die Blattspur ist »dreisträngig«. Die mittleren dieser Stränge (*a*, *d*, *g*, *k*, *x*, *t*) gehen je durch ein Internodium, theilen sich im nächsten Knoten in zwei Schenkel und setzen sich mit diesen an die Seitenstränge des dortigen Blattpaares an (vgl. z. B. *g* u. *k*). Die zwei Seitenstränge laufen ebenfalls durch ein Internodium, biegen am nächsten Knoten convergirend aus und legen sich an dieselben Seitenstränge des letzteren an, mit denen sich die Schenkel des Medianstranges vereinigen.

im Gegensatz zu der primären (nur aus Grundgewebe bestehenden) Rinde und andrerseits zu dem primären Holz, welches aus den isolirten Xylembündeln der Blattspurstränge besteht, die schon vor der Entstehung des Cambiumringes vorhanden waren; während das aus dem letzteren hervorgegangene Holz einen Hohlcylinder darstellt, springen jene primären Xylembündel auf seiner Innenseite in das Mark hinein als Leisten vor und ertheilem diesem auf dem Querschnitt oft die Form eines Sternes; die Gesammtheit dieser primären Xylembündel wird als Markkrone oder Markscheide zusammengefasst, und man darf in demselben Sinne mit NAEGELI auch von einer Rindenkrone oder

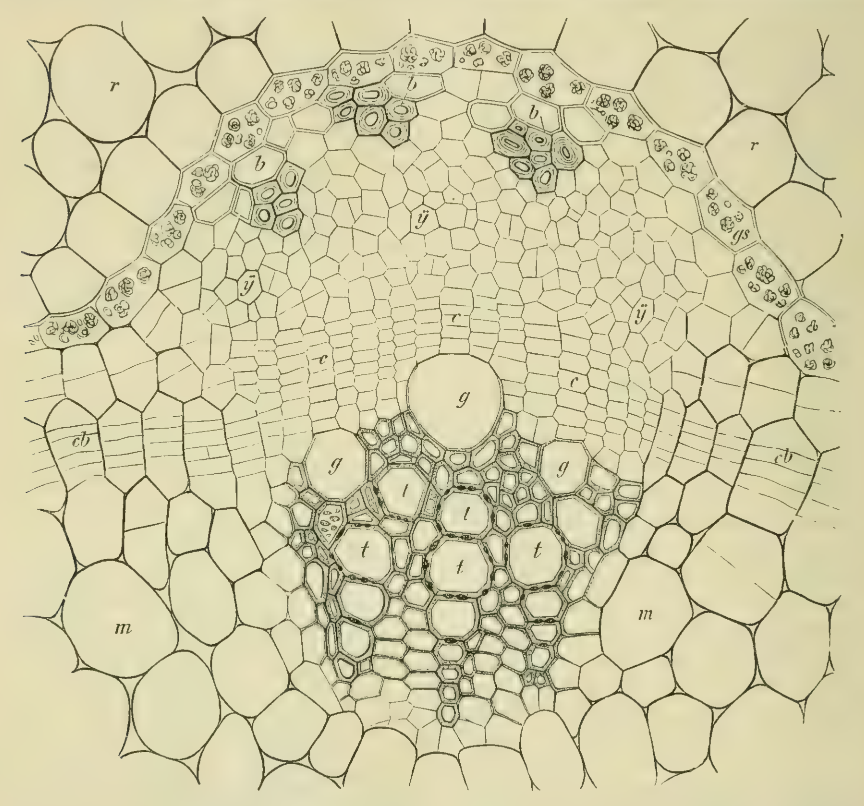


Fig. 407. Theil eines Querschnitts aus dem fertig gestreckten hypocotylen Stammglied von Ricinus communis. — Das Gefäßbündel besteht aus dem Phloëm *b*, *y* und dem Xylem *t*, *y*, zwischen beiden die Cambiumschicht *cc*, die sich auch in das zwischen den Gefäßbündeln liegende Grundgewebe als Interfascicularcambium (*cb*) fortsetzt, welches durch nachträgliche Theilung großer Parenchymzellen entsteht. *bb* sind Bastfasern, *y*, *y* Phloëm (Siebröhren, Parenchym etc.), *tt* enge getüpfelte, *gg* weitgetüpfelte Gefäße, dazwischen Holzparenchym.

Rindenscheide reden, mit welchem Ausdruck die Gesammtform der primären Bastbündel an der Grenze von primärer und secundärer Rinde zu verstehen ist. Markkrone und Rindenkrone haben als die schon vor der Entstehung des Cambiumringes vorhandenen fibrovasalen Gewebemassen das Längenwachsthum der Internodien mitgemacht und bestehen daher aus meist sehr langen Elementargebilden: die Markkrone aus sehr langgliedrigen Ring-, Spiral- und Netzgefäßen untermischt mit langen Holzfasern, die Rindenkrone enthält in ihren durch die Umfangszunahme des Stammes weiter aus einander gerückten primären Phloembündeln lange Bastfasern, oft stark verdickt, aber geschmeidig und lang; mit diesen oder ohne sie lange Cambiformzellen und lang-

gliedrige Siebröhren. Die aus dem Cambium entstandenen Elemente der secundären Rinde wie des secundären Holzes sind kürzer; dem letzteren fehlen die Ring- und Spiralgefäße, die fortan durch kurzgliedrige, weitere gehöftgetüpfelte Gefäße ersetzt sind, umgeben von Holzfasern, untermischt mit Holzparenchym. Die secundäre Rinde bildet entweder wiederholt Schichten von dickwandigen Bastfasern neben dünnwandigen, z. Th. parenchymatischen Phloëmmassen oder nur diese letzteren oder die mannigfaltigsten Gemenge beider; durch Periderm- und Borkebildung wird schließlich gewöhnlich die primäre Rinde sammt der Epidermis beseitigt, doch können diese zuweilen auch einem beträchtlichen Dickenwachsthum durch Umfangszunahme verbunden mit radialen Längstheilungen folgen (Viscum, Helianthus annus u. a.). — Die durch die Thätigkeit des Cambiumringes entstandenen Holz- und Phloëmmassen zeigen sich durch secundäre Markstrahlen in radialer Richtung longitudinal zerklüftet; sie bestehen aus horizontalliegenden Zellen, welche im Holz nicht immer verholzt, in der secundären Rinde meist weich und parenchymatisch sind, dort Xylemstrahlen, hier Phloëmstrahlen heißen und immer zur Aufnahme assimilirter Stoffe geeignet sind; in dem Grade als der Cambiumring an Umfang zunimmt, mehrt sich ihre Zahl, die späteren Holzlagen sind von immer zahlreicheren Strahlen durchklüftet; eine oder mehrere Zellschichten dick, stellen sie dünne, oben und unten ausgekeilte Platten dar, die auf dem Längsschnitt als radiale bandartige Gebilde (Spiegelfasern) erscheinen: auf dem Tangentialschnitt sieht man die longitudinal verlaufenden Fibrovasalmassen ihnen ausweichen, ein Netzwerk langgezogener Maschen bilden (besonders schön z. B. an ausgefaulten Kohlstämmen u. a.); die Strahlen wachsen gleich den Fibrovasalmassen durch den Cambiumring nach außen und innen, und indem dieser an Umfang zunimmt, erzeugt er zwischen den schon vorhandenen neue.

Wenn das Dickenwachsthum des Stammes periodisch erlischt und wieder mit der neuen Vegetationsperiode neu auflebt, wie bei unseren Holzpflanzen, so wird in jeder Vegetationsperiode eine Holzschicht (meist auch eine secundäre Rindenschicht) gebildet, die sich von der des vorigen und des folgenden Jahres scharf abgrenzt und Jahresring des Holzes genannt wird. Gewöhnlich sind die Jahresringe mit bloßem Auge sehr deutlich zu erkennen, weil die im Beginn jeder Vegetationsperiode gebildete Holzmasse ein anderes Aussehen hat (lockerer, bei Laubhölzern meist gefäßreicher ist) als die im Herbst gebildete (dichtere). Das Frühjahrsholz besteht aus weiteren Zellen als das Herbstholz, besonders ist der radiale Durchmesser der im Frühjahr gebildeten Zellen größer als derer des Herbstes; die letzteren erscheinen von innen nach außen zusammengedrückt und tangential breit; ihre Lumina sind kleiner, ihre Wandungsmasse also bei gleichem Querschnitt mehr vorwiegend, ein gegebenes Volumen von Herbstholz also dichter als ein gegebenes Volumen Frühjahrsholz[1]. Während durch diese Art des Dickenwachsthums die Dicotylen von den Monocotylen weit abweichen, stimmen sie dagegen eben hierin mit den Gymnospermen fast genau überein, nur dass diesen im secundären Holz die kleinporigen kurzgliedrigen weiten Gefäße fehlen, in welcher Hinsicht jedoch Ephedra den Uebergang zu den Dicotylen vermittelt (Mohl); auch zeigt sich eine gewisse Bevorzugung der Organisation der Dicotylen in der größeren Mannigfaltigkeit der Zellformen, aus denen Xylem und Phloëm sich zusammensetzen.

Von diesem normalen Verhalten weichen nun zunächst die Sapindaceen in sehr auffallender Weise ab. Manche unter ihnen sind normal gebaut, bei anderen aber zeigt

---

1) Die Ursache dieser Verschiedenheit liegt, wie Sachs früher schon ausgesprochen (Lehrbuch, I. Aufl.), de Vries experimentell bestätigt hat, in dem veränderlichen Druck, den das Cambium und Holz von der umgebenden Rinde erfährt. Dieser Druck ist im Frühjahr geringer und steigert sich im Herbst immer mehr. (Vergl. de Vries, Flora. 1872. Nr. 16.)

der Querschnitt des Stammes außerhalb des gewöhnlichen Holzringes noch mehrere in der secundären Rinde liegende, kleinere in sich geschlossene Holzringe von verschiedenem Umriss; jeder der letzteren wächst gleich jenem durch eine ihn umgebende Cambiumschicht in die Dicke fort. Naegeli nimmt an, die erste Ursache dieses Verhaltens liege darin, dass die primären Fibrovasalstränge des Stammes auf dem Querschnitt nicht in einem Kreise liegen, sondern gruppenweise mehr nach außen oder innen. Wenn nun die Cambiumüberbrückungen im Grundgewebe sich bilden, so werden die isolirten Stränge, je nach ihrer Gruppirung auf dem Querschnitt, zu einem (Paullinia) oder mehreren (Serjana) geschlossenen Ringen verbunden.

Eine größere Zahl von verschiedenen Abweichungen des normalen Stammbaues[1]) wird aber bei verschiedenen Familien dadurch herbeigeführt, dass die primären Bündel nicht in einen einfachen Ring geordnet sind, oft erscheinen sogar die Bündel unregelmäßig auf dem Querschnitt vertheilt. »Diese Ausnahmen von dem gewöhnlichen Verhalten kommen entweder ganz vereinzelten Species innerhalb typisch gebauter Gattungen und Familien zu (z. B. bei den Umbelliferen), oder zahlreichen Arten sonst typisch gebauter Genera (z. B. Begonia), oder sie sind charakteristisch für bestimmte Gattungen resp. kleinere Familien (z. B. Nymphaeaceen, Calycanthaceen, Podophyllum, Diphylleja), seltener selbst für große Familien, wie Piperaceen und Melastomaceen. Aber selbst bei letzteren finden sich Ausnahmen von der für die Mehrzahl ihrer Angehörigen geltenden Gruppirung der Bündel«. — Diese Ausnahmen haben ihren Grund entweder in radialschiefer Richtung von Blattspursträngen oder in dem Auftreten s t a m m e i g e n e r Bündel neben den zum Ring geordneten Blattspursträngen.

a) Markständige Bündel.

1) Alle Stränge sind Blattspuren, die einen nach ihrem Eintritt in den Stamm zum typischen Ring geordnet, in diesem radial senkrecht gestellt, die andern tiefer eindringend, daher markständig und zwar entweder im Marke zerstreut oder zu Ringen geordnet. Hierher gehören die meisten Cucurbitaceen, Amarantus- und Euxolus-Arten, Phytolacca dioïca, die Piperaceen etc. Der Bündelverlauf der letzteren hat große Ähnlichkeit mit dem der Commelyneen (s. Monocot.)

2) Alle Stränge Blattspuren. Sie gehen nach ihrem Eintritt in den Stamm in ein nach allen Seiten unregelmäßig verästeltes Bündelnetz über. Hierher gehören die Nymphaeaceen, die Gunnereen, Primula auricula und ihre nächsten Verwandten.

3) Blattspurstränge und stammeigene. Die Spurstränge sind zum Ringe geordnet, die stammeigenen Bündel stehen im Marke. Hierher Begonieen, Orobancheen, Arten von Mamillaria, Melastomaceen, einige Umbelliferen und Aralien.

b) Rindenständige Bündel. Sie finden sich seltener als die markständigen und sind theils Blattspurstränge, welche eine Strecke weit außerhalb des Ringes verlaufen, um dann in ihn einzubiegen (z. B. Casuarina, manche Begonien), theils bestimmte, mehrsträngigen Blattspuren angehörige Stränge, die nie in den Ring eintreten, sondern ein mit dem Ring nur in den Knoten durch Anastomosen verbundenes Rindenbündelsystem bilden (Calycanthaceen, viele Melastomaceen u. a.).

Außer diesen verschiedenen Fällen von anormaler Anordnung der Gefäßbündel finden sich nun noch eine ganze Reihe von Zuwachsanomalien. So kann bei normal angelegtem, orientirtem und dauernd normal thätigem Cambium eine anormale Vertheilung der Gewebe in der Holz- und Bast- (secundären Rinden-) zone stattfinden. So erscheint der Holzkörper in den Stämmen mancher Lianen (Bignoniaceen, Phytocrene) tief gelappt, und in die Einsprünge desselben hinein ragt die secundäre Rinde. Andere

---

1) Vergl. de Bary a. a. O. pag. 258; die Bemerkungen im Texte sind ein — theilweise wörtlicher — Auszug aus de Bary's Darstellung.

Holzgewächse haben die Eigenthümlichkeit, dass in der secundären Rinde keine Siebröhren sich finden, dieselben vielmehr mit zartem Parenchym zu Strängen vereinigt in dem Holzkörper enthalten sind, so namentlich bei Strychnos-Arten. — Zweitens findet sich anormale Anlegung und Stellung von Cambium, Holz und Bast und zwar:

a) Außer dem normalen Cambiumring tritt ein zweiter, ihm concentrischer auf, an der Innengrenze des Holzkörpers (Tecoma radicans);

b) Anstatt des einen normalen Cambiumringes im Bündelring treten um die primären Gefäßbündel mehrere getrennte Cambien neben einander auf. Dadurch entstehen partielle Zuwachsringe (im Gegensatz zu dem normalen allgemeinen Ring). So bei den oben schon erwähnten Sapindaceen, den Calycanthaceen;

c) Erneuerte Zuwachszonen. Der Dickenzuwachs beginnt normal, bleibt dann stehen, wird fortgesetzt durch eine neue Cambiumzone, welche außerhalb der ersten im Parenchym entsteht. Dieser Vorgang kann sich wiederholen, es entstehen so annähernd concentrische Zonen. Ein solches Verhalten wurde oben (bei den Gymnospermen) schon für Cycas und Gnetum angegeben, bei den Dicotylen findet es sich bei Menispermen und im Stamme der Avicennien (in diesen Fällen entstehen alle auf die normale folgenden Zuwachszonen in der primären Außenrinde). Ferner bei Lianenstämmen (»Bauhinia«), Wistaria chinensis etc., wo die Zuwachszonen in der secundären Rinde entstehen.

d) Extrafasciculares Cambium: die Cambiumzone geht nicht gleich der normalen durch den primären Bündelring, sondern liegt ganz außerhalb desselben (Chenopodiaceen, Amarantaceen, Nyctagineen, Mesembryanthemum u. s. w.).

e) Anormale Dilatation des inneren, alten, dem Holzkörper angehörenden Parenchyms, meist verbunden mit dem Auftreten neuer, aus Folgemeristem hervorgehender intercalarer Holz-, Bast- und Cambiumzonen. Hierher gehören namentlich manche Lianen (Bignonia, Caulotretus u. a.), deren Holzkörper durch Dilatation des Parenchyms in einzelne Partien getrennt wird, ferner fleischige Wurzeln u. s. w.

Was den Bau der Gefäßbündel der Dicotylen betrifft, so ist die Anordnung von Gefäßtheil (Xylem) und Siebröhrentheil (Phloëm) gewöhnlich eine collaterale, und zwar so, dass das Phloëm nach außen gegen die Peripherie hin, das Xylem nach innen gegen das Mark hin liegt. — Bei den Cucurbitaceen, manchen Solaneen und Apocyneen liegt auch auf der Markseite, also der inneren, des Systems ein Phloëmtheil, der namentlich bei den Cucurbitaceen stark entwickelt ist. Solche Gefäßbündel heißen bicollateral.

Die markständigen, isolirten, von dem Holzring umschlossenen Stränge zeigen zuweilen eine abweichende Anordnung ihres Phloëm- und Xylemtheils; so zeigt Aralia racemosa nach Sanio innerhalb des äußeren, durch einen Cambiumring sich fortbildenden Kreises einen inneren (endogenen) Kreis von geschlossenen Gefäßbündeln, deren Xylem der Peripherie, deren Phloëm der Axe des Stammes zugekehrt ist. Die isolirten Stränge im Mark von Phytolacca dioica dagegen bestehen nach Naegeli auf dem Querschnitt aus einem Hohlcylinder von Holz, der das Phloëm allseitig umgiebt und selbst von Xylemstrahlen durchbrochen ist.

Eine Collenchymschicht unter der Epidermis der Internodien und Blattstiele ist bei den Dicotylen sehr verbreitet.

Die systematische Gruppirung der Dicotylen ist gegenwärtig so weit befriedigend durchgeführt, dass die als Familien[1]) bezeichneten kleineren Gruppen, die meist sehr verwandte Gattungen umfassen, in größere Gruppen oder Ordnungen vereinigt sind, so dass nur wenige Familien noch vereinzelt dastehen. Auch die Mehrzahl

---

1) Für das Studium der Familiendiagnose ist zu empfehlen: Traité général de Botanique descriptive et analytique par E. le Maout et J. Decaisne. IIème éd. Paris 1876. — Vergl. auch Eichler, Blüthendiagramme. I. u. II.

der Ordnungen lässt sich wieder in umfassendere Gruppen zusammenstellen, die offenbar durch wirkliche Verwandtschaft zusammengehalten werden; wie viele solcher Verwandtschaftskreise aufzustellen sind, welches die Hauptgliederung der ganzen Klasse nach den Anforderungen der wissenschaftlichen Systematik sei, darüber ist aber bis jetzt eine Einigung nicht erzielt: Die von de Candolle und Endlicher[1]) angenommene Gruppirung aller Dicotylen in drei Abtheilungen: Apetalae, Gamopetalae und Choripetalae ist jetzt ziemlich allgemein aufgegeben, wenn auch in Rücksicht auf praktische Zwecke noch vielfach in Gebrauch; A. Braun hat den größten Theil der früheren Apetalen den Choripetalen eingereiht, und J. Hanstein auch noch den Rest unter diese so vertheilt, so dass die ganze Klasse nur noch zwei Unterklassen: Gamopetalae und Choripetalae enthält. Diese Eintheilung hat auch Eichler, in seinem Syllabus, nach dem im Folgenden wie bei den Monocotyledonen mit geringen Abweichungen die einzelnen Gruppen aufgezählt werden sollen, beibehalten. — Als die beiden Hauptgruppen der Dicotylen erscheinen somit die Choripetalen, die getrennte, freie Blumenkronenblätter besitzen oder einer Corolle ganz entbehren (frühere Apetalen), während die Gamopetalen[2]) eine röhren-, glocken- etc. förmige nur am Rande in einzelne Zipfel gespaltene Blumenkrone besitzen.

A. Choripetalen.

I. Julifloren.

Sehr kleine unscheinbare Blüthen in dichten Inflorescenzen, Ähren, Köpfchen, seltener Rispen oft von sehr eigenthümlicher Form zusammengedrängt. Die Blüthen nackt oder von einem kelchähnlichen (nicht in Kelch und Krone differenzirten) Perianth umgeben, meist diklinisch, die männlichen und weiblichen oft verschieden, die Blätter einfach.

Ordnung 1. Amentaceen: Blüthen diklinisch; epigynisch; in zusammengezogenen Rispen (Scheinähren), die weibliche wenigblüthige Inflorescenz bei 2) mit einer Cupula umgeben. Frucht eine einsamige, trockene Schließfrucht ohne Endosperm — Bäume, mit abfallenden Nebenblättern.

Familien: 1) Betulaceen,
2) Cupuliferen,
3) Juglandeen,
4) Salicineen,
5) Casuarineen.

Ordnung 2. Piperineen: Blüthen sehr klein, in dichten Ähren, von Deckblättern gestützt, ohne Perigon; der kleine Embryo liegt von Endosperm umgeben in einer Vertiefung des reichlichen Perisperms. — Kräuter und Sträucher, oft mit verticillirten Blättern.

Familien: 1) Piperaceen,
2) Saurureen,
3) Chlorantheen.

---

1) Endlicher, Genera plantarum secundum ordines nat. disposita. Vindobonae 1836—1840 und: Enchiridion botanicum. Lipsiae-Viennae 1841.

2) Neuerdings zweckmäßig auch als Sympetalen bezeichnet (vergl. Eichler a. a. O.), ein Ausdruck, der insofern ein zutreffender ist, als es sich nicht um eine Verwachsung ursprünglich freier Theile bei der Bildung der gamopetalen Corolle handelt, sondern um ein gesteigertes Wachsthum der Blüthenaxenzone, welcher die Blumenblattanlagen eingefügt sind. Als bildlicher Ausdruck kann indes die Bezeichnung Gamopetalen dennoch beibehalten werden.

Ordnung 3. Urticinen: Mit kelchartigem, einfachem, 3—5theiligem, zuweilen fehlendem Perigon; Staubblätter den Perigontheilen superponirt; Blüthen zwittrig oder diklinisch und dann männliche und weibliche verschieden (3), meist in dichtgedrängten Blüthenständen, diese ährig, doldig, Köpfchen (2), zuweilen rispig (3), nicht selten zu eigenthümlichen Scheinfrüchten sich entwickelnd (Morus, Ficus, Dorstenia, Artocarpus), Frucht meist ein-, selten zweifächerig, Fächer mit einer, selten zwei Samenknospen. Meist mit Endosperm. — Kräftige Stauden oder Bäume, Blätter gestielt, meist mit Nebenblättern.

Familien: 1) Urticaceen,
Urticeen,
Moreen,
Artocarpeen.
2) Plataneen,
3) Cannabineen,
4) Ulmaceen (incl. Celtideen).

II. Centrospermen.[1]

(Caryophyllinen). Die Corolle fehlt gewöhnlich, Stamina weniger oder meist mehr als Kelchtheile, im letzten Falle häufig doppelt so viel (4—6); Fruchtknoten meist oberständig einfächerig, mit einer oder mehr grundständigen, oft campylotropen Samenknospen, seltener mehrfächerig mit centraler Placentation.

Familien: 1) Polygoneen,
2) Nyctagineen,
3) Chenopodiaceen,
4) Amarantaceen,
5) Phytolaccaceen,
6) Portulaccaceen,
7) Caryophylleen:
a) Paronychieen,
b) Sklerantheen,
c) Alsineen,
d) Sileneen.

III. Aphanocyklische.

Spiralig gebaute, hemicyklische oder cyklische Blüthen, mit meist freien, unter sich nicht oder nur im Gynaeceum verwachsenen Blattgebilden, die der Hülle meist deutlich in Kelch und Corolle gesondert; die Zahlenverhältnisse in den vier Blattformationen der Blüthe sehr variabel, meist mehr Staubblätter als Hüllblätter, Carpelle gewöhnlich einen, mehrere oder sehr viele monokarpe Fruchtknoten bildend, bei Ordn. 3 ein-, zwei- oder viertheiliger oberständiger Fruchtknoten. Samenknospen in den drei Abtheilungen hin und wieder aus der Innenfläche der Carpelle entspringend.

Ordnung 1. Polycarpen; Spiralig oder cyklisch geordnete Blüthentheile, bei cyklischen Blüthen meist zwei- oder dreigliedrige Kreise, von denen auf jede Formation meist mehr als einer verwendet wird; selten tetracyklisch pentamer (2); Gynaeceum aus einem, mehreren oder vielen monomeren Fruchtknoten gebildet: diese ein- bis vielsamig; Embryo klein, Endosperm keines (8) reichlich oder sehr groß (9).

Familien: 1) Ranunculaceen,
2) Dilleniaceen,
3) Schizandreen,
4) Anonaceen,
5) Magnoliaceen,

1) Der Name rührt von der ventralen, resp. basilaren Samen- und Placentastellung her.

6) Calycanthaceen,
7) Berberideen,
8) Menispermeen,
9) Laurineen,
10) Myristiceen.

Ordnung 2. Hydropeltidinen: Wasserpflanze mit seitlichen, vereinzelten, meist großen Blüthen, deren Hüllblätter und Stamina in variabler Zahl spiralig geordnet sind; mehrere monomere (1, 2), oder ein polymerer, vielfächeriger Fruchtknoten; Embryo klein, von spärlichem Endosperm umgeben in einer Vertiefung des Perisperms.

Familien: 1) Nelumbieen,
2) Cabombeen,
3) Nymphaeaceen.

Ordnung 3. Rhoeadinen (Cruciforen). Hüllkreise zweigliedrig, bei 3), 4) eine viergliedrige, diagonal gestellte Corolle; zwei oder mehr Staubblattkreise, diese selbst zweigliedrig oder durch zwei theilbar; ein zwei-, vier- oder mehrtheiliger, oberständiger Fruchtknoten. Samen mit (1, 2) oder ohne Endosperm.

Familien: 1) Papaveraceen,
2) Fumariaceen,
3) Cruciferen,
4) Capparideen.

Ordnung 4. Cistifloren. Blüthen fünfzählig mit Kelch und Corolle. Staubblätter meist zahlreicher als die Corollenblätter. Fruchtknoten oberständig. Samen mit oder ohne (1, 8, 10, 11, 12, 14, 15) Endosperm.

Familien: 1) Resedaceen,
2) Violaceen,
3) Droseraceen,
4) Sarracenieen,
5) Nepentheen,
6) Cistaceen,
7) Bixaceen,
8) Hypericaceen,
9) Frankeniaceen,
10) Elatineen,
11) Tamaricaceen,
12) Ternstroemiaceen (incl. Marcgraviaceen),
13) Dilleniaceen,
14) Clusiaceen,
15) Ochnaceen,
16) Dipterocarpeen.

Ordnung 5. Columniferen. Blüthen mit Kelch und Corolle, die Staubblätter zahlreicher als die Blumenblätter durch Verzweigung, gewöhnlich zu einer Säule verwachsen. Fruchtknoten oberständig. Samen mit Endosperm.

Familien: 1) Tiliaceen,
2) Sterculiaceen (incl. Büttneriaceen),
3) Malvaceen.

IV. Eucyklische.

Blüthen cyklisch gebildet, mit iso-, diplo- oder obdiplostemonischem Androeceum und hypogyner Insertion. Bei Diplostemonie ist der zweite »Kreis« zuweilen unvollständig, dann sind die Stamina anderszählig als die Corolle (Ordn. 3), zuweilen Superponirung des isostemonen Androeceums (Ordn. 4) Zahl der Carpelle gleich der der Kelch- und Blumenblätter oder ganzer. Samen meist ohne Endosperm.

Ordnung 1. Gruinales. Blüthen fünfzählig mit Kelch und Corolle, mit obdiplostemonischem Androeceum oder nur mit Kelch-Staubblättern. Fruchtknoten synkarp, oberständig.

Familien: 1) Geraniaceen,
2) Tropaeoleen,
3) Linmantheen,
4) Oxalideen,
5) Lineen,
6) Balsamineen.

Ordnung 2. Terebinthinen. Blüthen vier bis fünfzählig, mit Kelch und Corolle, meist doppelt so viel Staubblätter als Kelchblätter. Fruchtknoten oberständig, zwischen den Staubblättern ein Discus.

Familien: 1) Rutaceen (incl. Diosmeen),
2) Zygophylleen,
3) Meliaceen (incl. Cedrelaceen),
4) Simarubeen,
5) Burseraceen,
6) Anacardiaceen (Terebinthaceen).

Ordnung 3. Aesculinen. Blüthen fünfzählig mit Kelch und Corolle, Staubblätter durch Interponirung eines zweiten (vollständigen oder unvollständigen) Kreises zwischen die Glieder des ersten doppelt so viele als Kelchblätter oder weniger.

Familien: 1) Sapindaceen,
2) Aceraceen,
3) Malpighiaceen,
4) Erythroxylaceen,
5) Polygalaceen,
6) Vosychiaceen.

Ordnung 4. Frangulinen. Blüthen isostemon und aktinomorph, Staubblätter mit den Blumenblättern alternirend (Fam. 1, 5 etc.) oder ihnen opponirt (Fam. 6, 7), sehr selten Ausbildung zweier Staubblattkreise.

Familien: 1) Celastraceen,
2) Olacaceen,
3) Hippocrataceen,
4) Pittosporaceen,
5) Aquifoliaceen,
6) Vitaceen,
7) Rhamneen.

V. Tricoccae.

Blüthen monoecisch mit Kelch, Corolle oder nackt (2) Staubblätter in Ein- (bei 2) oder Mehrzahl; Fruchtknoten bei 1 aus drei, bei 2 aus zwei Carpellen bestehend, oberständig. Samen mit Endosperm.

Familien: 1) Euphorbiaceen,
2) Callitrichaceen,
3) Buxaceen,
4) Empetreen.

VI. Calycifloren.

Kelch, Corolle und Androeceum zeigen peri- oder epigynische Insertion (Ausnahme bei Ordn. 2, 7). Die Mehrzahl der hierhergehörigen Familien besitzen eine in Kelch und Corolle geschiedene Blüthenhülle, doch finden sich mehrfache Abweichungen von diesem Verhalten. Die Blüthen sind fast ausnahmslos cyklisch gebaut (Ausnahme Cakteen und das Androeceum der Begonien). Androeceum theils iso-, theils diplo- und

obdiplostemonisch (bei den Rosaceen vielfach mehr als zwei Staubblattkreise von anderer Gliederzahl als Kelch und Corolle). Carpelle meist synkarp, bei Crassulaceen, Rosaceen etc. apokarp.

Ordnung 1. Umbellifloren. Fruchtknoten unterständig, Kelch oft rudimentär, Androeceum mit der Corolle isomer und alternirend, zwischen Griffeln und Staubfäden eine Nektarscheibe.

Familien: 1) Umbelliferen,
2) Araliaceen,
3) Corneen.

Ordnung 2. Saxifraginen. Kelch überall entwickelt, Krone oft kümmerlich oder unterdrückt, Staubblätter meist in zwei Kreisen, Carpelle den vorhergehenden Kreisen gleichzählig oder bis auf zwei vermindert, Blüthen hypo- (bei 2, 7) peri- oder epigynisch.

Familien: 1) Saxifragaceen incl. Parnassiaceen,
2) Francoaceen,
3) Hydrangeen,
4) Philadelpheen,
5) Escallonieen,
6) Cunonieen,
7) Ribesieen (Grossularieen),
8) Crassulaceen.

Ordnung 3. Opuntieen. Dickfleischige, saftige Pflanzen meist ohne Blätter, mit vielen meist spiralig gestellten nicht scharf von einander getrennten Kelch- und Kronenblättern, zahlreichen Antheren und unterständigen Fruchtknoten.

Einzige Familie: Caktaceen.

Ordnung 4. Passiflorinen. Blüthen meist regelmäßig, epi-perigynisch mit Fruchtknoten aus 3 Carpellen gebildet mit Parietal-Plaenten, bei 6) gefächert (ob 5 und 6 hierher gehören, erscheint zweifelhaft).

Familien: 1) Samydaceen,
2) Passifloraceen,
3) Turneraceen,
4) Loasaceen,
5) Datiscaceen,
6) Begoniaceen.

Ordnung 5. Myrtifloren. Blüthen vierzählig, regelmäßig, Fruchtknoten synkarp mit vollständiger Fächerung, Antheren in zwei Kreisen oder durch Verzweigung, sehr zahlreich wie bei 7.

Familien: 1) Onagraceen,
2) Haloragidaceen,
3) Combretaceen,
4) Rhizophoreen,
5) Lythraceen,
6) Melastomeen,
7) Myrtaceen.

Ordnung 6. Thymelinen. Blüthen vierzählig, perigynisch, Kelch corollinisch ausgebildet (die Corolle fehlt fast immer), Staubblätter in ein oder zwei Kreisen. Ein Carpell, frei im Grunde des Receptaculums, meist mit 1 Samenknospe. Holzpflanzen.

1) Thymelaeaceen,
2) Elaeagnaceen,
3) Proteaceen.

Ordnung 7. Rosifloren. Meist fünfzählige (bei Rhodotypus etc. vierzählige

Blüthen) mit 5—30 Staubblättern und meist sehr zahlreichen Carpellen. Insertion peri- oder epigynisch, indem Perianth und Staubblätter auf einem Receptaculum stehen, dessen Gestalt bald röhren-, bald schüsselförmig ist.

Rosaceen incl. Pomeen,
Roseen,
Dryadeen,
Poterieen,
Spiraeeen,
Pruneen,
Chrysobaleen.

Ordnung 8. Leguminosen. Blüthen bei 1) und 2) zygomorph, bei 3) meist regelmäßig; bei 1) und 2) fünfzählig, mit 10 Staubblättern (bei 3) andere Zahlen) Ein Carpell, das zur »Hülse« wird.

1) Papilionaceen,
2) Caesalpiniaceen,
3) Mimosaceen.

B. Gamopetalen. (Sympetalen.)

I. Isokarpe Gamopetalen: Ebensoviel Carpelle, wie Kelch- und Corollentheile (meist fünf, selten vier), die zu einem meist oberständigen Fruchtknoten verwachsen. Verminderung der Staubblattzahl findet (mit Ausnahme von Ord. 2, Fam. 1) nicht statt, bei Ord. 1 u. 3 gewöhnlich Obdiplostemonie (für Ord. 2 wird vielfach Diplostemonie als typisch angenommen), bei Ord. 2 sind die Stamina der Corolle superponirt, und mehrere Samen an einer emporragenden Axenplacenta im einfächerigen Fruchtknoten vorhanden, der bei Ord. 2 u. 3 vielfächerig und vielsamig ist.

Ordnung 1. Bicornes.

Familien: 1) Epacrideen,
2) Pyrolaceen,
3) Monotropeen,
4) Rhodoraceen,
5) Ericaceen,
6) Vaccinieen.

Ordnung 2. Primulinen.

Familien: 1) Lentibularien,
2) Plumbagineen,
3) Primulaceen,
4) Myrsineen.

Ordnung 3. Diospyrinen.

Familien: 1) Sapotaceen,
2) Ebenaceen (incl. Styraceen).

II. Anisokarpe Gamopetalen: Niemals Vermehrung der typischen Glieder oder Kreiszahl (Haplostemonie), zuweilen abortirt der Kelch oder einzelne Staubblätter, und gewöhnlich sind nur zwei Carpelle (ein hinteres und ein vorderes) oder drei vorhanden und zu einem Fruchtknoten verbunden.

Ordnung 1. Tubifloren.

Familien: 1) Convolvulaceen (incl. Cuscuteen),
2) Polemoniaceen,
3) Hydrophyllaceen,
4) Borragineen (Asperifolieen),
5) Solaneen.

Ordnung 2. Labiatifloren.

Familien: 1) Labiaten,
2) Scrophularineen,
3) Lentibulariaceen,
4) Gesneraceen (incl. Orobancheen),
5) Bignoniaceen,
6) Acanthaceen,
7) Selagineen (incl. Globularieen),
8) Verbenen,
9) Plantagineen.

Ordnung 3. Contorten.

Familien: 1) Oleaceen (incl. Jasmineen),
2) Gentianeen,
3) Loganiaceen (incl. Strychneen),
4) Apocyneen,
5) Asclepiadeen.

Ordnung 4. Campanulinen.

Familien: 1) Campanulaceen,
2) Lobeliaceen,
3) Stylidiaceen,
4) Gardeniaceen,
5) Cucurbitaceen.

Ordnung 5. Aggregaten.

Familien: 1) Rubiaceen,
2) Caprifoliaceen,
3) Valerianeen,
4) Dipsaceen,
5) Compositen,
6) Calycereen.

Familien von unbekannter oder zweifelhafter Verwandtschaft, meist Schmarotzerpflanzen: (6 u. 7 Wasserpflanzen)

1) Aristolochiaceen,
2) Rafflesiaceen,
3) Santalaceen,
4) Loranthaceen,
5) Balanophoreen,
6) Podostemonae,
7) Ceratophyllaceen.

Register der Holzschnitte.

Sachregister.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.



